INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON
CHAIRE D'AGRICULTURE
CENTRE DE GRIGNON

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 3

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

(3) 367-598 (1977)

AZEA9.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès. Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

— J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

TABLE DES MATIÈRES

ANATOMIE GÉNÉRALE 9
HABITATS ET BIOTOPES 13
ESTIMATION DES DENSITÉS 17
DYNAMIQUE DE POPULATION 19
PRÉDATEURS 23
RELATIONS AVEC L'HOMME 29
LA LUTTE CONTRE LES RONGEURS 37
EXEMPLE DE CHAINE ALIMENTAIRE 41
CLEFS DICHOTOMIQUES 45

L'ÉCUREUIL, *SCIURUS VULGARIS* 59
LA MARMOTTE, *MARMOTA MARMOTA* 63
LE CASTOR, *CASTOR FIBER* 67
LE LOIR, *GLIS GLIS* 73
LE LÉROT, *ELIOMYS QUERCINUS* 79
LE MUSCARDIN, *MUSCARDINUS AVELLANARIUS* 83
LE HAMSTER GRIS, *CRICETUS CRICETUS* 87
LE CAMPAGNOL ROUSSATRE, *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* 91
LE GENRE *ARVICOLA* 97
LE GENRE *PITYMYS* 105
LE CAMPAGNOL DES CHAMPS, *MICROTUS ARVALIS* 119
LE CAMPAGNOL AGRESTE, *MICROTUS AGRESTIS* 123
LE CAMPAGNOL DES NEIGES, *MICROTUS NIVALIS* 127
LE RAT MUSQUÉ, *ONDATRA ZIBETHICUS* 131
LE RAT DES MOISSONS, *MICROMYS MINUTUS* 135
LE GENRE *APODEMUS* 139
LE GENRE *RATTUS* 147
LA SOURIS, *MUS MUSCULUS* 153
LE RAGONDIN, *MYOCASTOR COYPUS* 157

ANNEXE 161

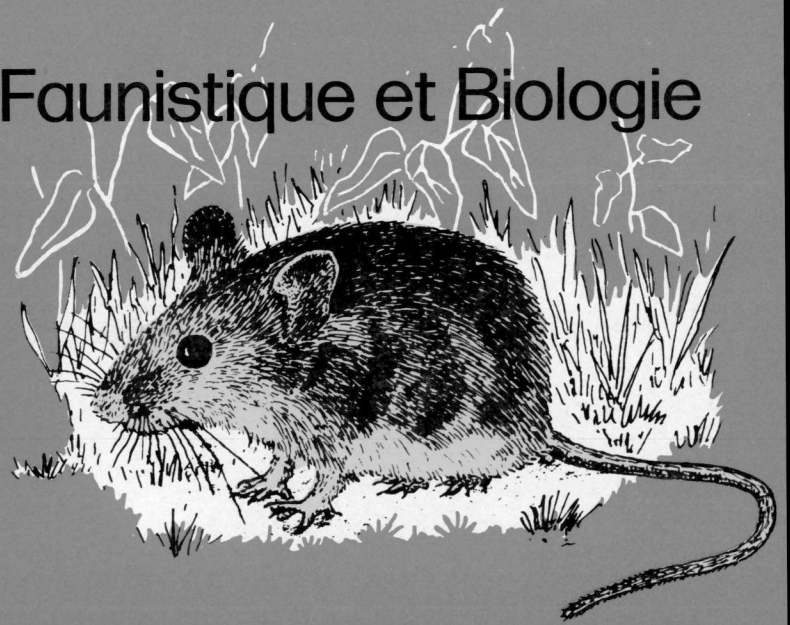
BIBLIOGRAPHIE 163

Imprimerie Jouve, PARIS

H. Le Louarn
et
M.-C. Saint Girons

LES RONGEURS DE FRANCE

Faunistique et Biologie



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Annales de Zoologie - Écologie animale / Numéro hors série / 1977

BON DE COMMANDE
ORDER FORM

A ADRESSER A :
To be sent to :

SERVICE DES PUBLICATIONS
INSTITUT NATIONAL
DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
C.N.R.A., route de Saint-Cyr,
78000 VERSAILLES (France)

VEUILLEZ ME FAIRE PARVENIR..... EX(S) DE :
Please send me .....copy(ies) of :

LES RONGEURS DE FRANCE

par

H. Le Louarn et M. C. Saint Girons

163 pages, Prix : 80 F TTC

QUE JE RÈGLE :
Payable :

— par virement au C.C.P. Paris 9064-43 V, Régisseur des Publications
— par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications *(by cheque to Régisseur des Publications)*
— par coupons UNESCO *(by UNESCO coupons)*

NOM .....
Name

ADRESSE .....
Address

Date : Signature :

Les commandes peuvent également être transmises par l'intermédiaire des Librairies.
Orders may also be sent through any bookseller.

LES RONGEURS DE FRANCE
Faunistique et Biologie

par

H. Le Louarn et M. C. Saint Girons

Les Rongeurs occupent dans le monde vivant terrestre une place importante en raison de leur nombre, de leur diversité, de leur large répartition et de leur place dans les systèmes écologiques. Un nombre grandissant de personnes s'y intéressent sans être des spécialistes rodentologues : biologistes, étudiants, naturalistes, mais aussi des gens poussés par les nécessités professionnelles : agriculteurs, techniciens de l'agriculture, de l'épidémiologie, de l'industrie des pesticides, de la dératisation, etc...

La connaissance scientifique des Rongeurs a fait de tels progrès au cours des 30 dernières années que, même pour les espèces de France, il nous faut abandonner beaucoup de nos anciennes idées et en adopter de nouvelles. Ceci est patent dans le domaine de l'écologie, de l'éthologie et de la lutte, mais est également valable pour la systématique et la faunistique.

Telles sont les raisons de la publication de ce document, qui se présente en deux parties : La première (pp. 1-47) regroupe des chapitres généraux sur des problèmes liés aux rongeurs : La seconde (pp. 48 à 147) est une mise au point des connaissances sur les différentes espèces.

---

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 367-381.

Effect of initial population size on *Ceratitis* (1) productivity under limited food conditions

D. DEBOUZIE

Laboratoire de Biométrie,
Département de Biologie Générale et Appliquée,
Université Claude Bernard
43, *bd du* 11 *novembre*
69621 *Villeurbanne*

Summary

The laboratory study of the evolution of *Ceratitis capitata* populations reared on natural non-renewed food allows us to approach the problem of the continuous evolution of supply in field conditions. The purpose of this study is to seek the mechanisms responsible for the composition of the progeny population. In this paper, the increase in initial population size (from 20 to 500 pairs per cage) allows us to compare the influence of adult and larval competition and of food quality transformation.

Pupal and adult progeny numbers, biomass, and duration of development all peak at density 100. Pupal mortality increases with parental density (up to 58 p. 100 mortality at density 500). The pupating and emergence dates and progeny weights give information on the effective population size (in the physiological meaning of this term). Overall progeny weight decreased during the experiment but increased at the very end ; an interpretation of this rebound effect is given.

Two ecological problems related to these results are discussed : first, interference between females, the short period of attractivity of fruit and non-dispersive movements may limit the females egg laying activity ; then we tried to assess the magnitude of competition in the regulation of *Ceratitis* populations.

Introduction

The regulation of animal populations is an important problem in population dynamics ; the role of density-dependent or density-independent factors has been the subject of many controversies, which have produced several opposed or complementary theories. Food was the most contested factor ; it was considered insignificant by Andrewartha and Birch (1954), but fundamental by Nicholson (1950) and Milne (1957). Ecologists now believe that competition for food and space is not a general phenomenon but may be temporarily important in the case of aggregate-living species or rapid population growth due to very favourable conditions (see Klomp, 1964 for a

(1) (*Diptera* : *Trypetidae*)

bibliographic review). These two cases, however, involve different patterns of food utilization. Pest insects encounter strong competition when conditions become unfavourable. These species allocate a much greater proportion of their resources to their reproductive effort and are ill-fitted to competition (they are « r-strategists » according to Mac Arthur and Wilson (1967)). On the other hand aggregate-living species develop in limited conditions and are well fitted to competition (K-strategy). A given organism may of course be intermediate between the two extremes of the r-K gradient (Pianka, 1970 ; Vuilleumier, 1973).

The study of competition effects is not easy in the field and is generally complemented by laboratory experiments. Most insect competition studies deal with larval and adult stages and may be classified according to the complexity of their experiment designs :

— a constant number of eggs or larvae is kept in the same space with a variable quantity of food (Bakker, 1961 ; Nayar, 1969).

— Eggs or larvae, in variable numbers, develop on a given quantity of food. Although density effects and competition interact, a lot of experiments are built on this pattern (Chiang and Hodson, 1950 ; Lints and Lints, 1969 ; ...).

— Egg numbers are not known, number of females and their egg laying times only are recorded ; the amount of food is kept constant (Sameoto and Miller, 1966 ; Barker, 1973 ; Gilpin, 1974).

— Continuous cultures, where number of females only is controlled and the food is renewed at regular intervals, permit studies of the growth and regulation of populations (Ayala, 1966, 1967 ; ...).

— In one last step in increasing the complexity of experimental design, natural food takes the place of well-controlled artificial medium. Few authors have studied the development of populations raised on natural non-renewed medium (Lefkovitch, 1964 ; Zyromska-Rudzka, 1964 ; Murai and Fujii, 1970 ; Debouzie, 1973*a* ; Beaver, 1974). Great difficulties in the interpretation of population dynamics characterize these experiments : for instance, age-structure is difficult to elucidate without modifying the experiment. Moreover natural food induces unverifiable variability that may be troublesome in the statistical analysis of results.

This last complex situation therefore needs further study, and the purpose of our studies is to identify the most important mechanisms in progeny production, from qualitative and quantitative points of view. The analysis of relationships and the determination of dominant variables will allow us to clarify the problem. After study of an experimental design which eliminates the experimenter's intervention (Debouzie, 1973*a*, 1973*b*), it was then proposed that productivity variability could be estimated by observing larval viability at different stages (Debouzie, 1974). The present study was then undertaken to investigate the influences of adult and larval competition and of food quality modification when the initial population size is varied.

Material and methods

The insect was the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*, which had been maintained in the laboratory in 25 × 20 cm cylindrical cages for 8 years. All the cages

were kept in a room at 26 ± 1 °C, 65-80 p. 100 relative humidity with 12 hours light per day (9 a. m. to 9 p. m.). At each generation 300 eggs laid by females about 6 days old were placed on 80 g artificial medium (Feron *et al.*, 1958). On average, eight and a half days after the beginning of the experiment the larvae pupate ; emergences begin 9 days later.

Appearing for the first time in West-Africa (Bonnemaison, 1953), *Ceratitis capitata* adults now attack about 200 species of fruit in tropical, subtropical and mediterranean countries (Causse, 1966). Although *Ceratitis capitata* prefer to infest other fruit than bananas, we chose this fruit because of the continuous laboratory rearings it permits (Sacantanis, 1951). In our experiments the flies have, as a place for feeding and egg-laying, one ripe banana ; in spite of the foregoing remarks on *Ceratitis* ecology, bananas were considered as natural food in contrast with artificial medium.

A band of peel 1 cm wide and 10 cm long was cut off the fruit to facilitate adult food intake : this technique increased the longevity of the initial population flies but moulds develop in the band. However no correlation between the quantity of mould and the number of progeny was found.We put the banana in a paraffin mould cut to the shape of the fruit ; the mould was hung at the top of a vertical cylindric cage. So the banana decomposition juice was conserved but only a few flies were drowned in it. A 2 mm mesh plastic screen was spread horizontally below the mould, dividing the cage into two parts : adults fly in the upper part and larvae pupate in sand 1 cm deep in the lower part. Larvae indeed seek a dry place before pupating and are able to jump out of the mould. They then go down through the screen and burrow into the sand whence they were taken for weighing every day.

The parent females (and males) were 6 to 10 days old ; this age corresponds to the greatest female fecundity. Three initial population sizes were studied : 20, 100, and 500 pairs. Previous work (Debouzie, 1973*b*, 1974) showed that the egg laying of 20 females is too slight to cause much larval competition and that the larvae do not occupy the whole banana. This explains the choice of high adult densities. For each density 10 replicate experiments were performed, measuring the following variables :

— banana weight,
— longevity in the parental population,
— pupating date and average weight distribution of pupae,
— emergence date and average adult weight distribution (for each sex),
— pupal mortality variations as a function of pupating date.

Results

Only one progeny generation was obtained no matter the adult density. This was a consequence of the choice of natural food (the banana skin darkens about the 8th day and the medium becomes dry about 12 days later) and insect (*Ceratitis* cycle lasts at least 22 days with our experimental design).

1. — *Pupal and adult progeny numbers. Pupal mortality*

The average progeny numbers, calculated from 10 repetitions, appear in figure 1A for each parental density. Two results were observed :

— the progeny number was at a maximum at density 100. An analysis of variance shows that the density factor has a significant effect on the progeny number ($P < 0.001$). Tukey's test (see Wine, 1964) authorizes the following classifications at the 5 p. 100 level (N_x is the average progeny number corresponding to the parental density x) :

$$\text{pupae} : \quad N_{100} > N_{500} > N_{20}$$
$$\text{adults} : N_{100} > N_{500} \quad \text{and} \quad N_{100} > N_{20} .$$

Two complementary explanations of an optimal density for the number of progeny are possible : the increase in adult density provoked a decrease in parent egg laying (Murai and Fujii, 1970 ; Barker, 1973) or larval competition became so intense at high densities that most of the larvae died (Ullyett, 1950).

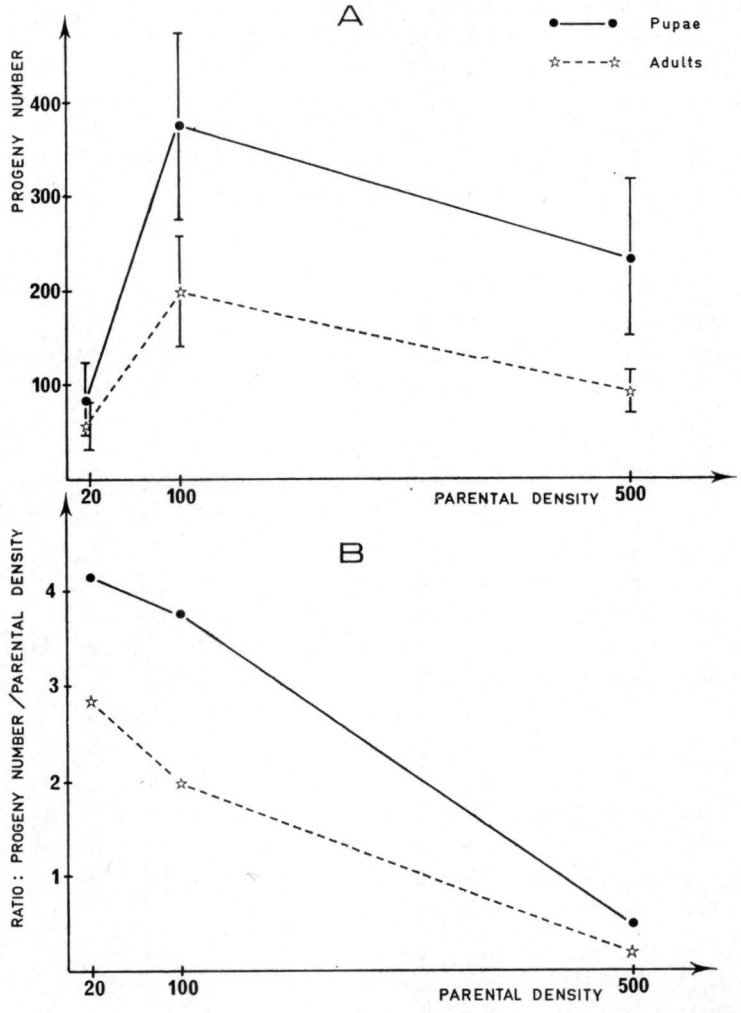


FIG. 1. — *Average results of progeny number (part A) and of the progeny number/parental density ratio (part B) for each parental density. The 95 p. 100 confidence intervals, represented by vertical lines, are based on the t-statistics (part A).*

— Pupal mortality increased with parental density (significant effect in an analysis of variance : $P < 0.001$), on average 34 p. 100 at density 20 up to 58 p. 100 at density 500. Chiang and Hodson (1950) and Miller (1964), working with artificial medium, obtained similar values at high larval densities but divergences appear at low densities. In our experiments one third of pupae did not develop at density 20 : we must assume that banana pulp tissue represents relatively bad food for *Ceratitis* larvae. We calculate that Fimiani (1972) obtained a similar mortality rate (35 p. 100) in pupae from apricots, peachs, and pears naturally infested by *Ceratitis*. Food quality appears as an important factor that highly reduces the number of adult offsprings.

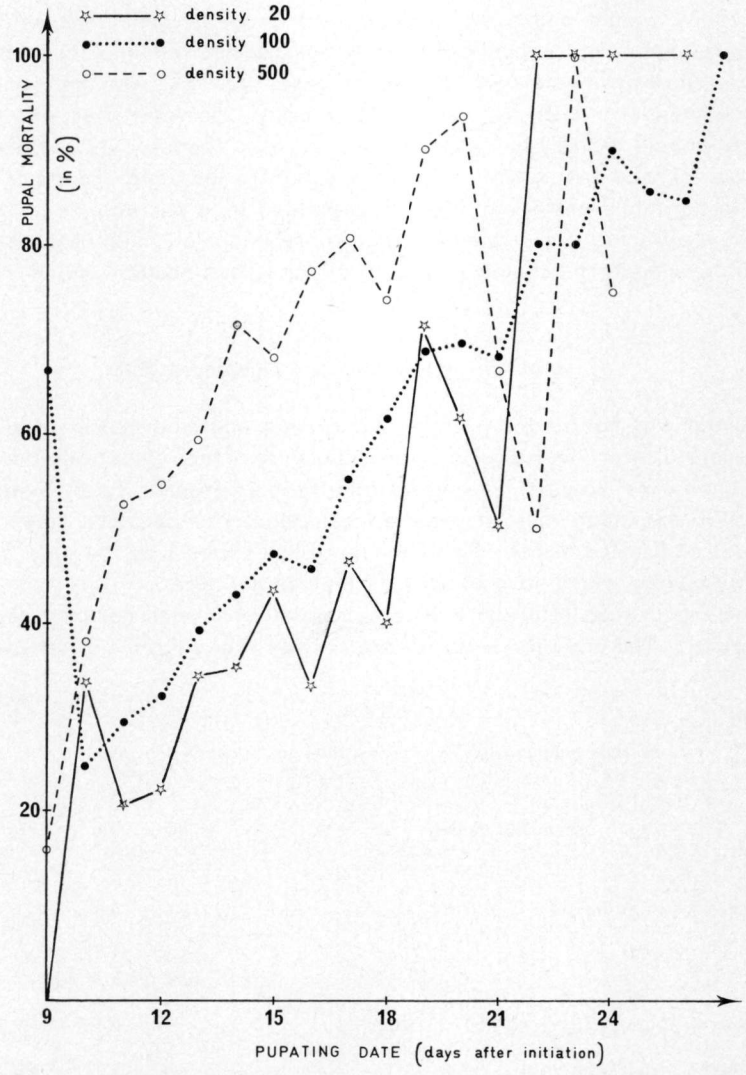


FIG. 2. — *Average pupal mortality at each parental density during the pupating period. The precision of each point decreases for the last-produced pupae owing to their small numbers.*

The daily record of the number of pupae in the experiment cage allowed us to estimate variations of pupal mortality following pupating for each parental density (fig. 2). Mortality increased with density and date of pupating ; many irregularities appeared during the last days of the experiment and were due to the small number of pupae and to the presence of a few viable pupae. We also noted that mortality was high at the beginning in 6 repetitions at densities 20 and 100, then quickly decreased and finally began regularly increasing.

Moreover, a large variability appeared in high coefficients of variation of adult progeny numbers (from 34 to 66 p. 100) or in wide ranges of variation (at density 100, number of pupae varies from 215 to 720). However we cannot conclude as Miller did (1964) : « The weights and numbers from crowded cultures were more variable ».

As progeny weight and pupal mortality, the progeny number/parental density ratio measures not only competition intensity but also the influence of food quality. This ratio decreases when parental density increases (fig. 1B) : we may conclude that competition intensity raises regularly with density. However our experimental design was not built to study the respective influences of food quality and of competition (quantity of food per larva) ; so the reduction in the yield : number of adult offsprings to parental density may also be explained by a decrease in food quality. Indeed food moistening appears earlier and more important with high parental or larval densities. Some biochemical studies of food modification would surely be helpful.

2. — *Distribution of pupating and emergence dates*

Egg laying was not limited in time, so pupating and emergence spread over a fairly long period, which lasted up to 30 days. Because of the relationship between the two distributions, we show only the results relative to emergence dates. Indeed, pupal stage duration depended only on external conditions (temperature, humidity, and photoperiod) and lasted 9 days. So pupal mortality appears as the only important factor, variations for which have already been given in figure 2.

Relative frequencies of progeny emergence dates for each parental density are given in figure 3. The emergence curves are skewed slightly to the left (Howe, 1966)

TABLE 1

Average pupating and emergence dates and progeny weights

Parental density		20	100	500
Average pupating date		13,6	15,3	13,2
Average emergence date	♂	22.0	23.3	21.3
	♀	22.0	23.3	21.1
Average pupal weight (mg)		7.11	4.65	4.11
Average adult weight (mg)	♂	5.60	4.35	3.88
	♀	6.01	4.23	3.87

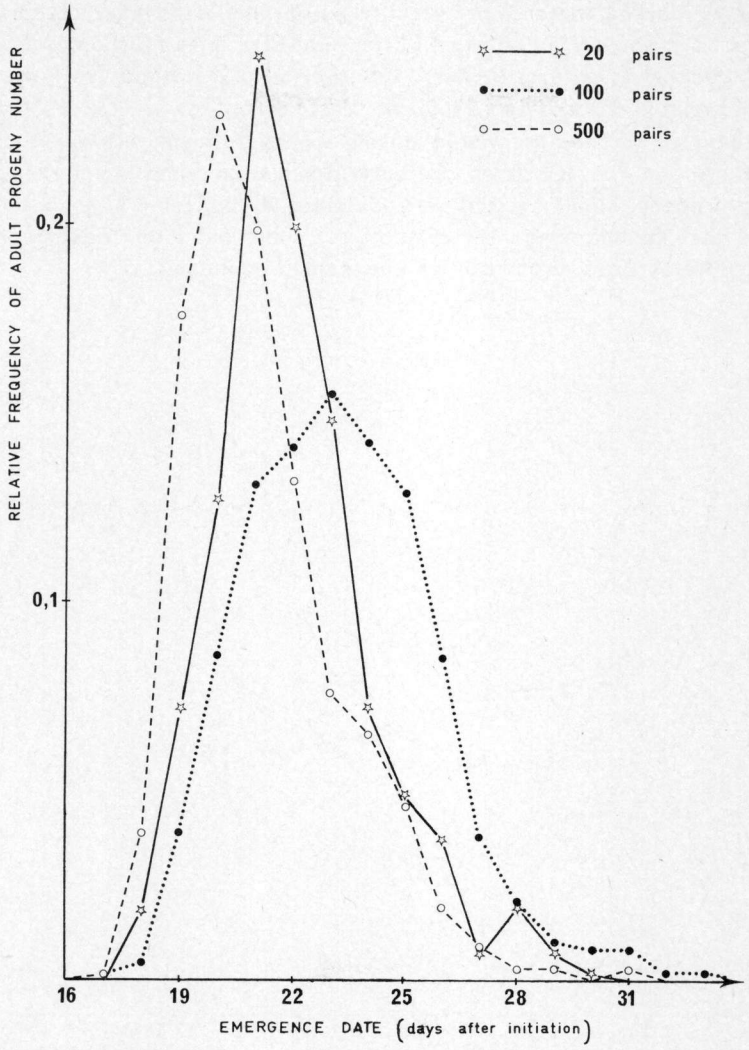


FIG. 3. — *Relative frequency of progeny emergence date for each parental density. These frequencies are ratios of the average adult progeny number at a given day to the total adult progeny number. No significant difference can be found between the two sexes.*

but are flatter at density 100 (as opposed to Murai and Fujii's results). At density 500, larvae pupate faster than at the other densities and death of last-produced pupae shortens the emergence period (table 1).

3. — *Progeny weight distribution.*

As in the above paragraph, we give only the variations of male and female progeny weight with date of emergence (fig. 4). We noted :

— a very marked decrease in weight when parental density increased. Average pupal weight decreases from 7.11 to 4.11 mg (table 1) ; this reduction is close to that obtained in *Drosophila* cultures (Miller, 1964 ; Barker, 1973) but much lower than in other studies (Haupt and Busvine, 1968 with *Musca domestica*).

— A general decrease in weight during the experiment. However, at density 20 the early pupae and, less often, the early adults sometimes weigh less than the succeeding progeny. Similar results were obtained by Beaver (1974) and Shorrocks (1970) who gave the following interpretation : « ... later pupation frequently results in an increased weight because of the extra time spent in feeding ».

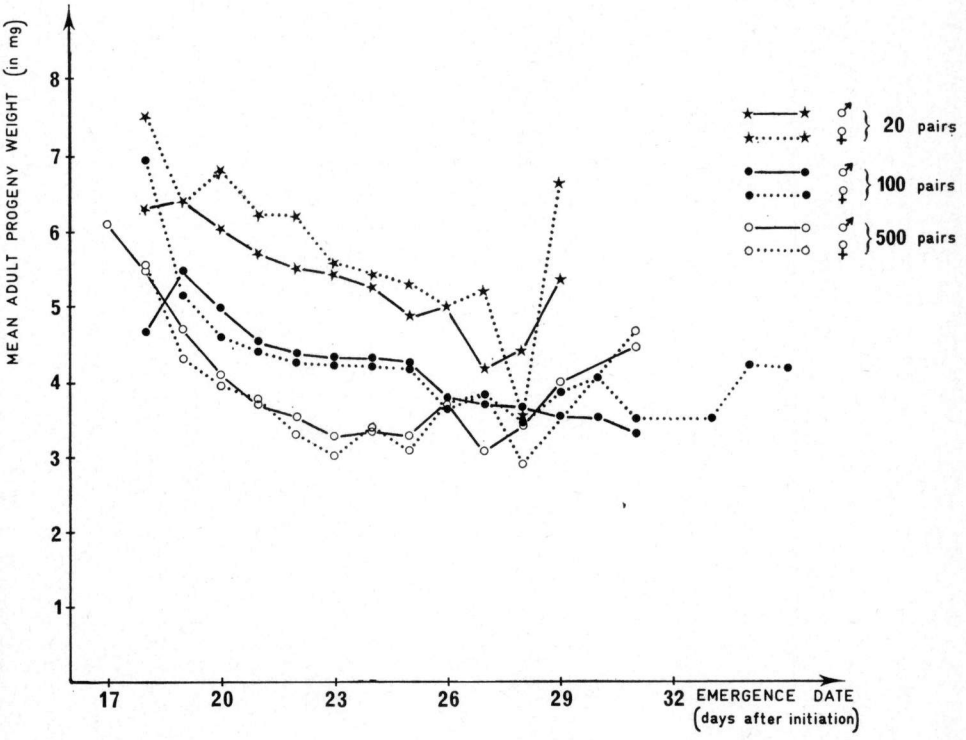


FIG. 4. — *Average adult progeny weight plotted against emergence date for each parental density.*

— The average adult weight of last-produced progeny increased slightly. This phenomenon, called « rebound effect », seems to be due to the progressive death of small larvae during the experiment (Miller, 1964). Our results show the association between the increase in weight and high pupal mortality ; comparisons between pupae and adult weight distributions show that the smallest larvae and pupae do not develop. Howe (1966) concluded that « about one per cent of Individuals had an unusually long developmental period » and that « these stragglers tend to be the heaviest of all ». We agree with the first part of his conclusion but not with the second, because food quality at the end of our experiments (from about the 20th day on) became too poor to permit the development of heavy adults.

— Female descendants were heavier than males only at density 20 ; in the other cases no difference was found (table 1).

4. — *Inter-repetition variability*

Biomass, measured as fresh weight of adult progeny, was cumulated according to emergence date (fig. 5). These curves are of help in the study of progeny production rates. Indeed, we find a relation between rate (the slope of a curve) and the final productivity level : « high » biomass (> 500 mg) was associated with sigmoïd curves, whose rate goes through a maximum, whereas a constant slope was associated

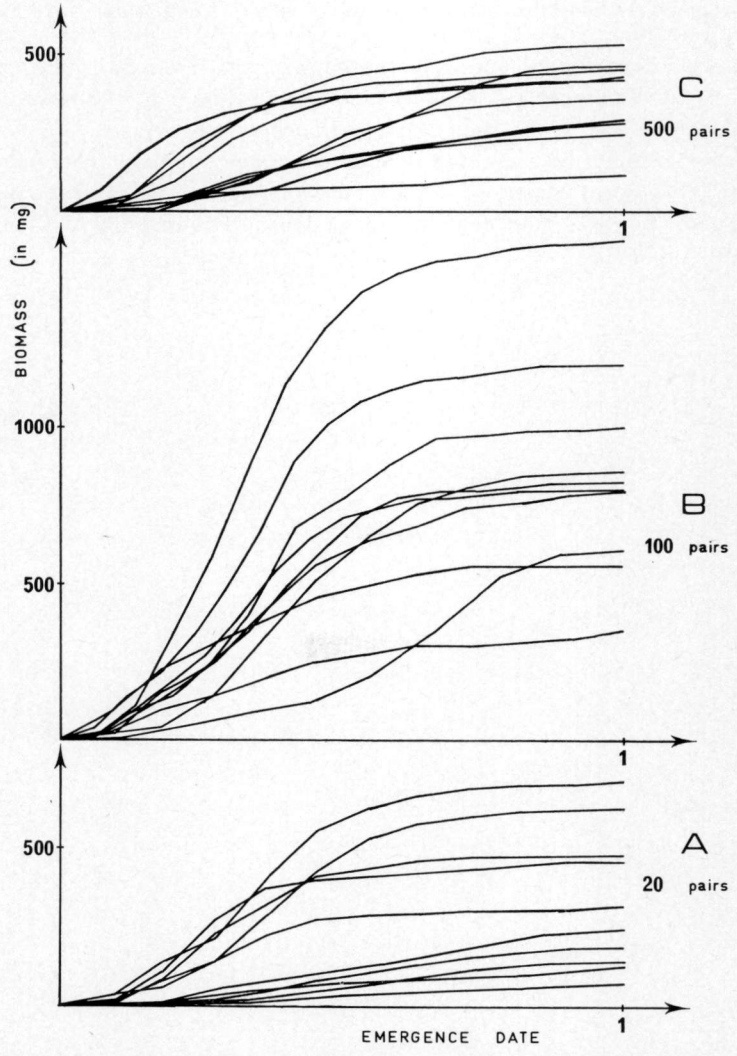


FIG. 5. — *Cumulative biomass according to emergence date for each repetition at each parental density. The emergence period is reduced to a constant value of* 1.0 *in order to facilitate inter-repetition comparisons. Biomass is measured as fresh weight of adult progeny. The final biomass of each repetition is the value corresponding to an abscissa of* 1.0.

with « low » biomass (< 300 mg). Figure 5 also shows some sigmoïd curves marked by a large initial lag (the initial progeny production rate is slower in these repetitions than in the others).

Finally, like Lefkovitch (1964), Zyromska-Rudzka (1964) and Beaver (1974), we noted big differences between repetitions at the same density. Variability may indicate many possible adaptations to a given state ; this result, familiar in field conditions, may be due, in the laboratory, to the use of natural food. Moreover we find closely parallel curves irrespective of the density ; so parental density does not necessarily determine progeny biomass.

5. — *Some relationships between progeny number and other variables*

In general, mortality of pupae increased with their number ; the correlation coefficient $\rho = 0.35$ differed significantly from zero at the 5 p. 100 level. However, the two variables were independent at a given parental density.

The emergence period increased with adult progeny number (correlation coefficient = 0.65). The great variations in the emergence period appeared between repetitions at a given density : from 6 to 13 days at densities 20 and 500 and from 9 to 17 days at density 100.

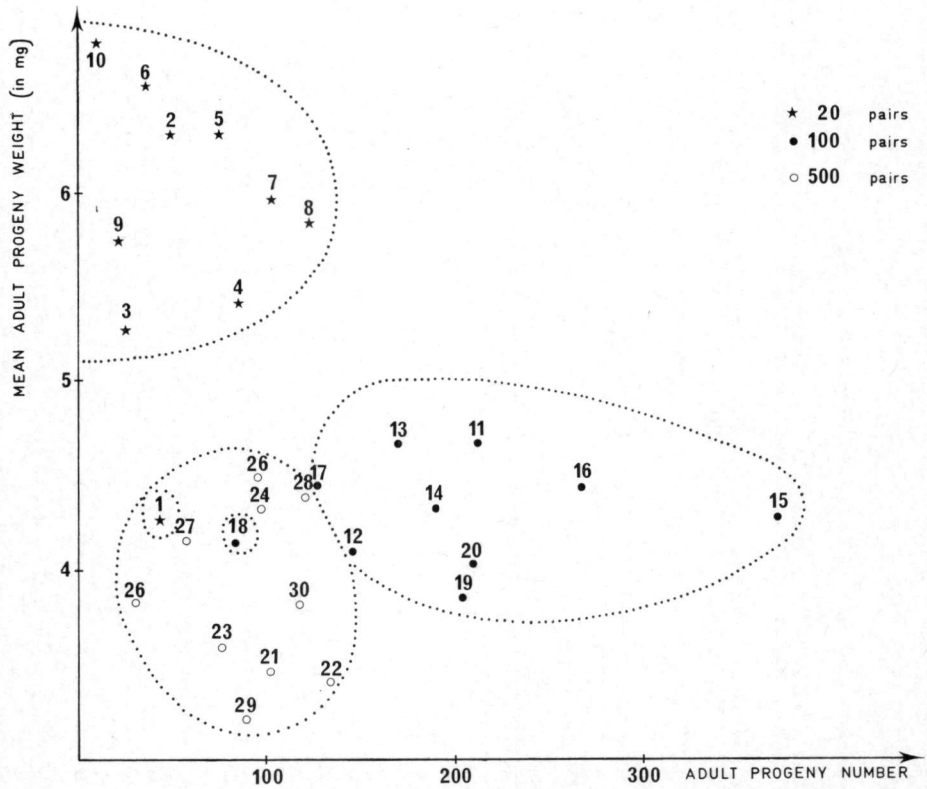


FIG. 6. — *Average adult progeny weight plotted against adult progeny number. Each figure corresponds to one repetition.*

In figure 6, where average adult progeny weight is plotted against adult progeny number, the 30 repetitions divide into 3 groups (except for two cases) corresponding to the initial parental densities. Inside each group the average progeny weight is independent of the progeny number.

Discussion

Two ecological problems are discussed : what mechanisms limit egg laying in natural conditions and in our experimental conditions, and can we assess the importance of competition in the regulation of natural *Ceratitis* populations ?

All that is known about the fecundity of *Ceratitis* females in natural conditions is the total number of eggs laid during a female's life : it ranges from 100 to 800 (Christensen and Foote, 1960 ; Cadwell, 1962 ; Abu Yaman, 1966).

Competition by interference between adults restricts oviposition (Miller, 1967) : the magnitude of the interference component depends on adult densities and the abundance of host-plant. Some results concerning the ecology of *Ceratitis* provide information on this question : except in winter with very low densities (less than 80 flies/ha in Tunisia, according to Cheikh *et al.*, 1972), high densities occur in some favourable areas : up to 15 000 males/ha on the Island of Procida (Italy) (Cirio *et al.*, 1972). Thus interference between females must play an important role in the regulation of the number of eggs laid in spite of the great abundance of fruit trees.

The short period of attractivity of natural food may also reduce the egg laying activity of wild *Ceratitis* females. Some relevant information is available : larviposition by *Sarcophaga* (*Diptera*) is usually restricted to less than a week (Beaver, 1973) ; it is limited to 2 days for *Lucilia* (*Diptera*) (Reissmuller and Groth, 1975) ; Lane (1975) notes the changing nature of resources which limits the stage during which any blowfly species is attracted for feeding and oviposition. Birch and Battaglia (1957) concluded by the following question : « what is suitable food ? » It does not seem to be a crucial problem for *Ceratitis capitata* ; indeed many authors have shown that adults attack fruit at any stage of development : unripe (Cirio *et al.*, 1972), ripe (Guennelon et Feron, 1958) and fallen fruit (Feron, 1962 ; Abu Yaman, 1966).

Much adult movement may also limit egg laying ; according to Feron (1962) : « Le vagabondage de *Ceratitis capitata* est considérable ». The adults remain in the vicinity of orchards into which they fly solely for the purpose of oviposition (Bateman, 1972) and move out to surrounding trees to rest and feed (Feron, 1962). These movements indirectly reduce the number of eggs laid in fruit because of the time spent in roaming in search of a suitable host. Moreover *Ceratitis* movements occur according to an apparent daily rhythm (Sigwalt *et al.*, 1968).

Egg counts on the 6th day of our experiments revealed that, on average, each female laid about 25 eggs (at parental density of 20 or 100 pairs). This fecundity was far lower than that under our « optimal » laboratory conditions : a *Ceratitis* female lays about 15 eggs each day during the first 20 days of its life. We can ask why is fecundity so reduced in our experimental design. Interference did not significantly reduce the number of eggs laid up to a parental density of 100 pairs, because the mean female fecundity did not decrease when parental density increased from 20 to 100 pairs. The main factor seemed to be food attractivity : rather unnatural moulds could be seen

in the banana as early as the 4th day, the skin darkened and the odour of decomposition began to be diffused in the cage about the 8th day. These factors inhibited oviposition (Sanders, 1968 about the inhibition by dark color) and observations showed that egg laying lasted a maximum of 5 days (Debouzie, 1974). The mean fecundity during the first days of the experiment remained very low : if we assume that a female lays on average 4-5 eggs in each natural oviposition act (Bonnemaison, 1953 ; Feron, 1957), the 25 eggs laid by each female correspond to an average of 5 oviposition acts. According to Labeyrie's hypothesis (1960) that egg laying and its homogeneity depend directly on the intensity of stimulation by available food, we can conclude that, in our experimental design, banana stimulates *Ceratitis* females only slightly. A certain proportion of females in our strain, which was reared in the laboratory for many years, may have lost the ability to introduce their ovipositor into rather hard tissues like banana skin. The introduction of natural food for feeding and breeding modifies the laboratory *Ceratitis* female's behaviour completely. These conclusions suggest that laboratory experiments with wild *Ceratitis* populations might be useful.

The second ecological problem mooted by this work concerns the importance of competition in natural *Ceratitis* populations. Cirio *et al.* (1972), Fimiani (1972) on *Ceratitis capitata*, Birch and Battaglia (1957) on *Drosophila willistoni*, Monro (1967) on *Dacus tryoni*, and Begon (1975) in *Drosophila subobscura* observed low larval densities in most fruit in spite of high percentages of parasite infested fruit (up to 100 p. 100). The number of flies which came from fruit in the wild was much smaller than the number possible under laboratory conditions. This was not due to the deleterious effect of severe larval competition, since only a few eggs were laid.We have previously shown what mechanisms may reduce oviposition, and therefore future larval crowding. We think that these remarks do not imply the absence of larval competition which may be hidden by age differences between larvae, resulting from continuous oviposition. Some observations suggest that larger and older larvae, corresponding to the first eggs laid, are competitively dominant over younger and smaller larvae (Sang, 1949 ; Gilpin, 1974). According to Salt (1932), only the earlier larvae would develop into normal sized flies, which would explain that only normal sized flies are collected from the wild. Our laboratory investigations show that the first-produced adults weigh about 6-7 mg whatever the parental densities (20 or 100 pairs) may be ; this weight is very close to that of wild flies (Bonnemaison, 1953). The problem which then arises consists in determining the physiological status (longevity, fecundity, and fertility) of the whole progeny, and in particular of the last-produced flies. Such experiments are now in progress.

Owing to their ability to migrate and to the succession of fruit ripening during summer and autumn, *Ceratitis* can increase its adult population about 1 800 times (Cirio *et al.*, 1972) ; this species can be considered as an « r-strategist ». When resources become rare, adults undergo severe competition and some fruit may then be superparasited (Cirio *et al.*, 1972). Larval competition appears thus as an occasional phenomenon in the wild. Laboratory experiments on competition may give information on *Ceratitis* behaviour under crowded natural conditions. The number of progeny increases between parental densities of 20 to 100 pairs and then sharply decreases. This response to increasing crowding corresponds to the « scramble » type of competition (Nicholson, 1954) : each individual obtains a proportion of the suitable food related to its ability to exploit the resources. This can lead to high larval mortality under severe

competition, only a few larvae obtaining the minimum requirement for pupating (Ullyett, 1950). From our experiments, the minimum weight of a viable pupa can be estimated at close to 3 mg ; however this estimation may be biaised by the poor quality of the food which was responsible for the high mortality rate in pupae.

Continuous changes of resources in the field undoubtedly play a fundamental role in population dynamics. Our laboratory approach, which takes into account natural food as a place for feeding and egg laying, is one possible means of studying this role. The conditions that the flies encounter are no longer optimal, if we consider as optimal the conditions of classical laboratory rearing on artificial media. Since we consider *food as a non-fixed factor*, it would be of great interest to measure its transformation during the experiment. Variables related to microbiological and biochemical banana composition could be recorded to improve our biometric study ; Begon (1975) has recently shown all the advantages of such experiments.

Reçu pour publication en juin 1977.

Acknowledgements

I am grateful to R. Grantham and J. M. Legay for their help and criticisms on this manuscript.

(*) Ce travail a été réalisé dans le cadre du Laboratoire associé au CNRS n° 243.

Résumé

La taille de la population initiale et son influence sur la productivité de Ceratitis *dans des conditions de nourriture restreinte*

L'étude au laboratoire de l'évolution d'une population de Cératites élevée sur une alimentation naturelle non renouvelée permet d'approcher le problème de l'évolution des ressources dans la nature. Dans une première étape, nous cherchons les mécanismes responsables de la composition de la population des descendants. Après l'étude globale, pendant laquelle l'expérimentateur n'intervient pas, et une mesure de la structure en âge dans les premiers jours d'expérience, nous proposons, dans cet article, d'augmenter la taille de la population initiale (de 20 à 500 couples) pour apprécier l'action conjointe de la compétition larvaire et imaginale et de la transformation de la qualité de la nourriture.

La densité 100 couples apparaît optimale des points de vue nombre de descendants pupes et adultes et biomasse, exprimée en poids frais ; elle correspond par contre à une durée maximale du développement. La mortalité des pupes augmente avec la densité (jusqu'à 58 p. 100 en moyenne pour la densité 500 couples). L'enregistrement de la distribution des dates de pupaison, d'émergence et des poids des individus correspondants fournit des indications sur la « taille efficace » de la population, prise au sens physiologique du terme. Il existe des différences morphologiques entre les individus selon la date de leur émergence, le poids décroissant en cours d'expérience. Dans certaines répétitions cependant, d'une part les premiers adultes formés ne sont pas les plus lourds et, d'autre part, on note une augmentation légère du poids des derniers descendants, qui ne représentent néanmoins qu'environ 1 à 2 p. 100 de l'effectif total. Le nombre initial de couples ne détermine pas nécessairement la biomasse de la population des descendants : des courbes de production identiques (en fonction de la date d'émergence) peuvent être observées quelle que soit la densité.

Deux problèmes écologiques liés à cette étude de laboratoire sont discutés. Tout d'abord la ponte des femelles de Cératites vivant dans la nature semble surtout limitée par leur vagabondage et, en certaines occasions, par leur surpopulation ; dans nos expériences par contre, les facteurs limitants seraient la faible stimulation provoquée par la banane et la période assez courte d'attractivité de ce fruit. L'importance de la compétition dans la régulation des populations naturelles de Cératites fait l'objet du second point de la discussion, compte tenu des informations tirées des expériences de compétition au laboratoire.

References

ABU YAMAN I. K., 1966. Jahreszeitliche Populationsschwankungen von *Ceratitis capitata* Wied. in Jordanien. *Sonder. Anz. Schädlingsk.*, **39,** 136-140.

ANDREWARTHA H. G., BIRCH L. C., 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago. University of Chicago Press.

AYALA F. J., 1966. Dynamics of populations. I Factors controlling population growth and population size in *Drosophila serrata*. *Amer. Nat.*, **100,** 333-344.

AYALA F. J., 1967. Dynamics of populations. II Factors controlling population growth and population size in *Drosophila pseudoobscura* and in *Drosophila melanogaster*. *Ecology*, **48,** 67-75.

BAKKER K., 1961. An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Arch. Neerl. Zool.*, **14,** 200-281.

BARKER J. S. F., 1973. Adult population density, fecundity and productivity in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Oecologia*, **11,** 83-92.

BATEMAN M. A., 1972. The ecology of fruit flies. Ann. Rev. Ent., **17,** 493-518.

BEAVER R. A., 1973. The effects of larval competition on puparial size in *Sarcophaga* spp. (*Diptera* : *Sarcophagidae*) breeding in dead snails. J. Entomol. A, **48,** 1-9.

BEAVER R. A., 1974. Intraspecific competition among bark beetle larvae (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *J. anim. Ecol.*, **43,** 455-467.

BEGON M., 1975. The relationships of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin to naturally occurring fruits. *Oecologia*, **20,** 255-277.

BIRCH L. C., BATTAGLIA B., 1957. The abundance of *Drosophila willistoni* in relation to food in natural populations. *Ecology*, **38,** 165-166.

BONNEMAISON L., 1953. Les parasites animaux des plantes cultivées et des forêts. *Soc. d'Ed. des Ing. Agric.*, 668 p.

CADWELL G. H., 1962. Agricultural Entomology in the Tropics. London Arnold Edward LTD.

CAUSSE R., 1966. Quelques aspects du comportement sexuel et de la reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Diptères, *Trypetidae*). Thèse Doc. 3e cycle, Fac. Sci.Toulouse, Biol. anim., Entomologie.

CHEIKH M., BEN SALAH H., HOWELL J. F., 1972. Les différents stades de la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. pendand l'hiver au nord de la Tunisie. *Inst. nation. Rech. agron. Tunisie, Docum. tech.*, **64,** 1-9.

CHIANG H. C., HODSON A. C., 1950. An analytical study of population growth in *Drosophila melanogaster*. *Ecol. Monogr.*, **20,** 173-206.

CHRISTENSON L. D., FOOTE R. H., 1960. Biology of fruit-flies. *Ann. Rev. Entomol.*, **5,** 171-192.

CIRIO U., DE MURTAS I. D., GOZZO S., ENKERLIN D., 1972. Preliminary ecological observations of *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., *Tephritidae*) on the island of Procida (Golfo di Napoli, Italy) with an attempt to control the species using the sterile-male technique. *Boll. Lab. Entomol. Agrar. Portici*, **30,** 175-188.

DEBOUZIE D., 1973*a*. Evolution quantitative d'une population de *Ceratitis capitata* Wied. sur un milieu non renouvelé. Lyon, Thèse Doct.-Ing., Sci. Biol. (Biol. Appl.).

DEBOUZIE D., 1973*b*. Evolution quantitative d'une population de *Ceratitis capitata* Wied. sur un milieu naturel non renouvelé. *C. R. Acad. Sc.* Paris, **276,** 3207-3210.

DEBOUZIE D., 1974. Analyse de la variabilité de la productivité d'une population d'insectes isolée aux ressources limitées. *C. R. Acad. Sc.* Paris, **279,** 679-682.

DENNO R. F., COTHRAN W. R., 1976. Competitive interactions and ecological strategies of Sarcophagid and Calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **69,** 109-113.

FERON M., 1957. Le comportement de ponte de *Ceratitis capitata* Wied. Influence de la lumière. *Rev. Pathol. Vég. Entomol. Agr.*, **36,** 127-144.

FERON M., 1962. L'instinct de reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. *Rev. Pathol. Vég. Entomol. Agr.*, **41,** 1-129.

FERON M., DELANOUE P., SORIA F., 1958. L'élevage massif artificiel de *Ceratitis capitata* Wied. *Entomophaga*, **3,** 45-53.

FIMIANI P., 1972. Osservazioni bioecologiche sulla Mosca della frutta (*Ceratitis capitata* Wied.) effettuate nella zone di Monte di Procida (Napoli) negli anni 1968-1969. *Boll. Lab. Entomol. Agrar. Portici*, **30,** 71-87.

GILPIN M. E., 1974. Intraspecific competition between *Drosophila* larvae in serial transfer systems. *Ecology*, **55,** 1154-1159.

GUENNELON G., FERON M., 1958. La réceptivité des pêches aux attaques de *Ceratitis capitata* Wied. dans la vallée du Rhône. *Ann. Epiphyties*, **3,** 357-372.

HAUPT A., BUSVINE J. R., 1968. The effect of overcrowding on the size of houseflies (*Musca domestica* L.). *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, **120,** 297-311.

HOWE R. W., 1966. Developmental period and the shape of the curve representing it in stored products beetles. *J. stored Prod. Res.*, **2,** 117-134.

KLOMP H., 1964. Intraspecific competition and the regulation of insect numbers. *Ann. Rev. Entomol.*, **9,** 17-40.

LABEYRIE V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Insectes. I Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un hyménoptère Ichneumonide (*Diadromus* sp.). *Entomophaga*, Mém. hors-série n° 1, 193 p.

LANE R. P., 1975. An investigation into blowfly (*Diptera* : *Calliphoridae*) succession on corpses. *J. nat. Hist.*, **9,** 581-588.

LEFKOVITCH L. P., 1964. The growth of restricted populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (*Coleoptera* : *Anobiidae*). *Bull. Entomol. Res.*, **55,** 87-96.

LINTS F. A., LINTS C. V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hydrids. I Preimaginal population density. *Exp. Geront.*, **4,** 231-244.

MacARTHUR R. H., WILSON E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton, Princeton University Press.

MILLER R. S., 1964. Larval competition in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, **45,** 132-148.

MILLER R. S., 1967. Pattern and process in competition. *Adv. ecol. Res.*, **4,** 1-74.

MILNE A., 1957. Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22,** 253-271.

MONRO J., 1967. The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *J. anim. Ecol.*, **36,** 531-547.

MURAI M., FUJII K., 1970. Examination of the influences of density pressure on the pattern of adult emergence with reference to the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis*. *Res. Popul. Ecol.*, **12,** 219-232.

NAYAR J. K., 1969. Effects of larval and pupal environmental factors on biological status of adults at emergence in *Aedes taeniorhynchus* (Wied.). *Bull. entomol. Res.*, **58,** 811-829.

NICHOLSON A. J., 1950. Population oscillations caused by competition for food. *Nature*, **165,** 476-477.

NICHOLSON A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, **2,** 9-65.

PIANKA E. R., 1970. On r- and K-selection. *Amer. Nat.*, **104,** 592-597.

REISSMULLER H., GROTH U., 1975. Beziehungen synanthroper Fliegen zu Kleintierleichen. II Nebenversuche und Diskussion. *Angew. Parasitol.*, **16,** 77-84.

SACANTANIS K., 1951. L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* Wied. sur banane. *C. R. Soc. Biol.*, **145,** 1802-1805.

SALT G., 1932. The natural control of the sheep blowfly, *Lucilia sericata* Meigen. *Bull. Entomol. Res.*, **23,** 235-245.

SAMEOTO D. D., MILLER R. S., 1966. Factors controlling the productivity of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, **47,** 695-704.

SANDERS W., 1968. Die Eiablagehandnung der Mittelmeerfruchtfliege *Ceratitis capitata* Wied. Ihre Abhängigkeit von Farbe und Gliederung des Umfeldes. *Z. Tierpsychol.*, **25,** 588-607.

SANG J. H., 1949. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. IV The significance of successive batches of larvae. *Physiol. Zool.*, **22,** 202-210.

SHORROCKS B., 1970. Population fluctuations in the fruit fly (*Drosophila melanogaster*) maintained in the laboratory. *J. anim. Ecol.*, **39,** 229-253.

SIGWALT B., SORIA F., YANA A., BALDY C., 1968. Déplacement diurne apparent d'une population de Cératites sur une parcelle d'agrumes. *Ann. Epiphyties*, **19,** 169-171.

ULLYETT G. C., 1950. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* B, **234,** 77-174.

VUILLEUMIER F., 1973. Rapports entre l'écologie et la génétique des populations. *Terre et Vie*, **27,** 179-231.

WINE R. L., 1964. Statistics for scientists and engineers. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, Inc.

ZYROMSKA-RUDZKA H., 1964. Abundance dynamics and age structure of populations of *Carpoglyphus lactis* (L.) (*Acarina*, *Glycyphagidae*) in closed cultures. *Ekol. Polska* A, **12,** 355-367.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 383-388.

Action de la plante-hôte sur la copulation et la maturation ovarienne d'*Oscinella pusilla* Meig.

C. GAGNEPAIN

Laboratoire d'Entomologie et d'Ecophysiologie expérimentales,
Université Paris Sud
91405 *Orsay*

Résumé

La présence de la plante-hôte dès l'émergence est nécessaire chez les oscinies pour permettre l'accouplement dans des délais normaux, son absence entraîne un retard et un étalement dans le temps. Si la plante-hôte est offerte, sans possibilité de contact direct, la situation est intermédiaire.

Parallèlement la maturation ovarienne dépend, elle aussi, de la présence de la plante-hôte. Dans les conditions normales la maturité ovarienne est acquise au moment de l'accouplement et va de pair avec l'apparition de la réceptivité sexuelle chez la femelle.

Maturation ovarienne et réceptivité sexuelle dépendent sans doute d'un système de contrôle céphalique en rapport avec les informations sensorielles en provenance de la plante et reçues par l'insecte.

Introduction

La reproduction des Oscinies est étroitement subordonnée à la présence de la plante-hôte (Moreau, 1967 ; Gagnepain, 1975). Ce phénomène se retrouve à des degrés divers chez bien d'autres espèces inféodées à un végétal : *Acrolepia assectella* Z., *Acanthoscelides obtectus* Say, *Scrobipalpa ocellatella* Boyd, etc..., mais chez les oscinies, il est particulièrement accusé. L'absence de plante-hôte, en effet, entraîne une rétention des œufs mûrs et une diminution importante de l'activité sexuelle des partenaires.

La présence de la plante-hôte par l'attraction qu'elle exerce sur les adultes (Sanders, 1960) favorise la rencontre des sexes comme cela a été démontré par exemple pour *Acanthoscelides obtectus* Say (Labeyrie, 1970) ou *Heliotis zea* Doddie (Snow et Callahan, 1967). Le présent travail a pour but de préciser en dehors de l'effet attractif, l'action de la plante-hôte dès les premiers jours de la vie imaginale sur le rapprochement des sexes d'une part, sur la maturation ovarienne d'autre part. Les observations antérieures sur ce sujet ont été faites généralement sur *Oscinella frit* L. (Moreau, 1967) plutôt que sur *Oscinella pusilla* Meig. et malgré une similitude dans certaines phases du comportement de ces deux espèces, les comparaisons doivent être menées avec prudence.

Méthodes

Dans les conditions standard de l'élevage, c'est-à-dire à 21 °C avec un éclairement de 16 heures, les copulations ont lieu en majorité entre le 3e et le 4e jours suivant l'émergence (Moreau, 1967 ; Gagnepain, 1973). Partant de cette observation les insectes sont placés après la mue imaginale, d'abord séparément pendant les 3 premiers jours dans des cagettes expérimentales (Gagnepain, 1973), puis par couples le 4e jour. Quatre lots sont constitués au départ et mis dans des conditions différentes.

Dans la 1re condition expérimentale que l'on peut considérer comme témoin, les insectes sont dès l'émergence en rapport direct avec la plante-hôte, et qu'ils soient isolés ou par couples, restent en sa présence.

La 2e condition est une variante de la 1re, la plante-hôte est simplement supprimée le 4e jour quand les mouches sont disposées par couples.

Dans la 3e condition la plante-hôte est entourée d'un grillage très fin empêchant les mouches dès l'émergence d'entrer en contact direct avec elle et ceci pendant toute la durée de l'expérience.

Enfin dans la 4e condition les insectes sont placés, isolés ou par couples, sans plante-hôte.

Dans les 4 cas, l'activité sexuelle est observée en permanence pendant les 4e et 5e jours après l'émergence, durant la période lumineuse qui correspond à la phase d'activité des mouches.

Il faut noter au sujet de la période de copulation, que les mâles acquièrent la maturité sexuelle très tôt et que le délai de 3 à 4 jours est essentiellement dû aux femelles. En effet, si on place des mâles à l'émergence avec des femelles âgées de 4 jours en présence de plante-hôte, plus de la moitié copule immédiatement et le taux total de copulation atteint 80 p. 100 le jour suivant.

Ce phénomène déjà soupçonné par Ross en 1937 est d'ailleurs en accord avec l'étude histologique des gonades mâles d'*Oscinella pusilla* (Laugé et Bordon, 1971) qui montre qu'à l'émergence les testicules sont à moitié remplis d'une masse désordonnée de spermatozoïdes.

Une 2e série d'expériences vient en complément de la 1re ; elle a pour but de préciser l'état de maturation ovarienne des femelles d'*Oscinella pusilla* mises isolément pendant les 3 premiers jours de leur vie imaginale dans des conditions identiques à celles de la première série d'expériences. Au début du 4e jour les femelles sont tuées et disséquées, les ovaires fixés au M.F.A. et les ovarioles colorés au carmin acétique avant examen.

Résultats

A. — *Action de la plante-hôte sur la copulation*

Les résultats sont fournis dans le tableau 1 et représentés graphiquement à l'aide d'histogrammes (fig. 1).

On constate qu'en présence continue de la plante-hôte, les copulations sont importantes dès le 4e jour puisqu'elles atteignent 90 p. 100. La plupart s'effectuent sur le grillage qui obture la partie supérieure de la cagette.

TABLEAU 1

Copulations observées les 4e et 5e jours après l'émergence dans différentes conditions expérimentales

Conditions	Nombre de couples	Copulations le 4e jour		Copulations le 5e jour		
		nbre	p. 100	nbre	p. 100 absolu (1)	p. 100 relatif (2)
Plante-hôte tout le temps ...	60	54	90	4	6,6	66,6
Plante-hôte 3 premiers jours	60	47	78,3	7	11,7	53,8
Plante-hôte sans contact direct	61	38	62,2	10	15,8	43
Sans plante-hôte	62	24	38,7	9	14,5	23

(1) Par rapport à l'effectif initial.
(2) Par rapport au nombre de couples n'ayant pas copulé le 4e jour.

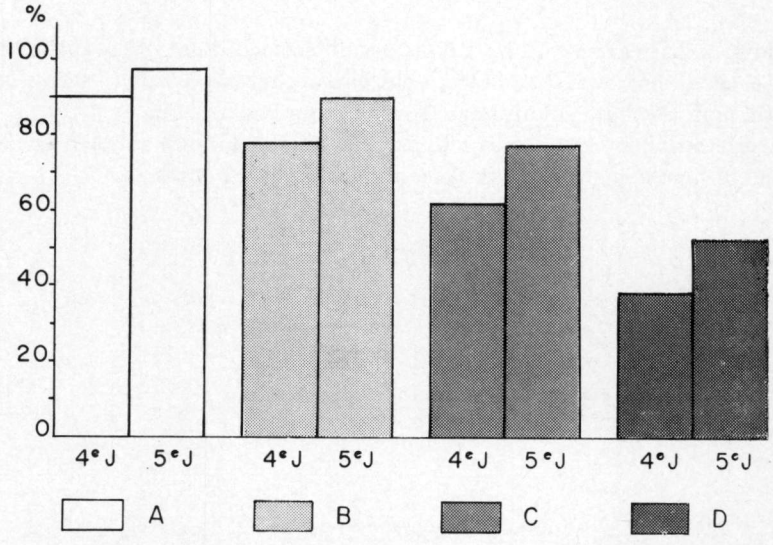


FIG. 1. — *Taux cumulés des copulations aux cours des 4e et 5e jours après l'émergence dans différentes conditions expérimentales*

A. Plante tout le temps. B. Plante les 3 premiers jours.
C. Plante sans contact direct. D. Sans plante.

Par contre l'absence totale de plante-hôte se traduit par un taux faible de copulation (38 p. 100) qui montre bien le lien existant entre le comportement sexuel des partenaires et la présence préalable de plante-hôte.

Si la plante est absente seulement le 4e jour, jour où les insectes sont mis par couples, le pourcentage de copulation reste relativement élevé (78 p. 100). La présence

effective de la plante au moment de la copulation n'apparaît donc pas indispensable si les insectes ont été préalablement conditionnés par elle.

Enfin, lorsque la plante n'est pas accessible directement par l'insecte, car masquée par un grillage fin interdisant toutes informations tactile ou gustative, le taux de copulation atteint 62 p. 100 dès le 4e jour. On peut penser, que dans ce cas, des stimuli essentiellement olfactifs émanant de la plante sont intervenus.

L'observation des couples copulant pour la 1re fois le 5e jour ne modifie guère le sens des résultats. Leur nombre reste assez faible en moyenne. Les copulations sont un peu plus nombreuses dans les conditions qui sont défavorables au départ, mais en pourcentage relatif à l'effectif n'ayant pas encore copulé on retrouve à peu près ce qui est observé au 4e jour. Les jours suivants, les observations ont été poursuivies avec moins de régularité, mais elles permettent de dire que, même en l'absence de plante-hôte, la plupart des couples finissent par s'accoupler.

La durée des copulations n'apparaît pas affectée par les conditions expérimentales. Elle est en moyenne d'1 heure et demie à 2 heures.

D'une façon générale, les copulations ont lieu au cours des 10 premières heures de la phase lumineuse et sont d'autant plus précoces que les conditions sont favorables.

B. — *Action de la plante-hôte sur la maturation ovarienne*

Dans le but de rechercher les causes des différences d'activité sexuelle observées dans les 4 conditions expérimentales, nous avons cherché à voir si elles s'accompagnaient ou non de modifications dans la maturation des ovaires.

Les résultats obtenus et rassemblés dans le tableau 2 indiquent bien que la répercussion de la plante sur le fonctionnement ovarien est importante.

TABLEAU 2

Maturation ovarienne des femelles au début du 4e jour après l'émergence dans différentes conditions expérimentales

Conditions	Nombre de ♀	Nombre de ♀ avec ovo. chor.	Nombre total d'ovarioles	Ovarioles à 1 ovo. chor.		Ovarioles à 2 ovo. chor.	
				nbre	p. 100	nbre	p. 100
Plante-hôte avec contact direct	62	60	935	855	91,4	23	2,4
Plante-hôte sans contact direct	60	44	867	487	56,1	0	0
Sans plante-hôte	62	26	881	211	23,9	0	0

En présence continue de la plante-hôte, au début du 4e jour, la majorité des ovarioles de presque toutes les femelles possèdent au moins 1 ovocyte chorionné, parfois 2. De ce fait les ovaires présentent une maturation assez homogène des ovarioles. Par contre si la plante est masquée ou mieux encore absente, le pourcentage d'ovarioles

ayant un ovocyte chorionné baisse de façon très importante. Les ovaires apparaissent alors fréquemment avec une structure hétérogène, le déroulement de la vitellogenèse s'effectuant à un rythme différent selon les ovarioles.

Globalement, on peut dire que la plante-hôte entraîne une stimulation du fonctionnement ovarien et ceci d'autant plus que les rapports qui s'établissent entre la plante et l'insecte sont étroits.

Discussion et conclusion

Le comportement et la physiologie des oscinies sont profondément affectés par la présence ou l'absence de plante-hôte. L'activité sexuelle de la femelle d'Oscinie en présence de plante-hôte n'est importante que lorsque la majorité des ovarioles présentent un ovocyte chorionné. A ce stade de maturité sexuelle, la femelle entre dans un état physiologique qui lui permet d'accepter l'accouplement, voire de le stimuler.

Dans le type d'expérience réalisée ici, il est difficile de juger si l'attractivité de la femelle augmente à ce moment-là ; les mâles sont très agités et paraissent constamment à la recherche d'une partenaire quelles que soient les conditions. Par contre ce qui est très visible c'est le changement d'attitude de la femelle qui au lieu d'éviter le mâle, attend semble-t-il passivement l'accouplement. Elle adopte alors une position d'acceptation observée chez d'autres insectes (Thibout, 1972).

Considérer cette modification du comportement comme découlant uniquement de l'état de maturation des ovaires, lui-même dépendant de la plante-hôte serait sans doute trop schématique. Les observations suivantes indiquent que le mécanisme est plus complexe :

Des dissections de femelles venant de copuler alors qu'elles n'ont pas eu de plante-hôte au cours des 3 premiers jours après leur émergence montrent pour certaines d'entre elles une absence d'ovocytes chorionnés dans les ovarioles. S'il y a le plus souvent concordance la copulation n'est donc pas absolument liée à cet état de maturation.

Des mâles et des femelles placés isolément avec la plante-hôte pendant 3 jours, lorsqu'ils sont mis par couples le 4^{e} jour sans plante-hôte, copulent dans de bonnes conditions. Cependant les résultats sont un peu inférieurs à ceux obtenus quand la plante est présente. La plante, si elle n'est pas indispensable le jour de l'accouplement, favorise toutefois le rapprochement des sexes. Une dernière remarque confirme ce mode d'action.

Des couples isolés mis sans plante-hôte pendant 15 jours ou 3 semaines (Gagnepain, 1975) ont une activité sexuelle faible et les femelles ne pondent presque pas. Dès que ces couples sont placés en présence de la plante-hôte, ils copulent pour la plupart dans l'heure suivante.

Tous ces faits permettent de mieux cerner l'intervention de la plante sur la physiologie et le comportement de l'oscinie.

La prise de connaissance de la plante-hôte par l'insecte à l'aide de ses récepteurs sensoriels entraîne, sans doute par le relais du système endocrine, une activation du fonctionnement des gonades permettant la maturation rapide du premier rang d'ovocytes dans les ovarioles. Cette activité vitellogénétique est intense car les follicules sont très petits à l'émergence. Au cours des premiers jours de la vie imaginale

de la femelle, cette élaboration du vitellus s'accompagne d'une disparition importante du corps adipeux. Parallèlement à la maturation des ovaires et dépendant, sans doute, d'un système de contrôle céphalique comme cela est le cas chez la Drosophile (Boule-treau-Merle, 1976), il y a apparition de la réceptivité sexuelle. Cette réceptivité sexuelle ne s'exprime pleinement chez l'oscinie que si la plante-hôte est présente.

Reçu pour publication en juin 1977.

Je dédie ce travail à la mémoire du Professeur J. R. Le Berre, avec mon hommage reconnaissant et ému.

Summary

Action of the host-plant on mating and ovary maturation of Oscinella pusilla *Meig.*

A host-plant is necessary from the time of emergence of *Oscinella pusilla* to allow mating in the normal time scale. Without a host-plant the mating period is delayed and protracted. If a host-plant is offered without direct contact the situation is intermediate.

In the same way, ovarian maturation is also subordinate to the presence of a host-plant. In normal conditions ovarian maturity is reached at the time of mating and is connected with the appearance of sexual receptivity in the female.

Ovary maturation and sexual receptivity are, probably, dependent on cephalic control in relation with sensory informations issuing from the host-plant and perceived by the insect.

Références bibliographiques

BOULETREAU-MERLE J., 1976. Destruction de la pars intercerebralis chez *Drosophila melanogaster* : effet sur la fécondité et sur sa stimulation par l'accouplement. *J. Insect Physiol.*, **22** (7), 933-940.

GAGNEPAIN C., 1973*a*. Comportement de ponte des Oscinies et mise au point d'un système de pondoir (Dipt. *Chloropidae*). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **78,** 239-243.

GAGNEPAIN C., 1973*b*. Etude de la fécondité chez des couples isolés d'*Oscinella pusilla* (Dipt. *Chloropidae*). *Entomol. exp. appl.*, **16,** 223-231.

GAGNEPAIN C., 1975. Influence de la plante-hôte sur la ponte et le fonctionnement ovarien d'*Oscinella pusilla* Meig. *Meded. Fac. Landboww. Rijks. Univ. Gent*, **40,** 365-371.

LABEYRIE V., 1970. Influence déterminante du lieu de ponte sur la rencontre des sexes chez *Acanthoscelides obtectus* Say. *C. R. Acad. Sc.* Paris, **271,** 1578-1581.

LAUGÉ G., BORDON J., 1971. Principales étapes du développement post-embryonnaire des gonades mâles d'*Oscinella pusilla* Meig. (Diptère *Chloropidae*). *C. R. Acad. Sc.* Paris, **272,** 2330-2333.

MOREAU J. P., 1967. Analyse expérimentale de quelques causes de résistance des céréales aux insectes. L'exemple des Oscinies (*Oscinella frit* L. et *Oscinella pusilla* Meig.). *Meded. Landboww. Opzoekingstns. Gent.*, **32,** 318-327.

ROSS K., 1937. Untersuchungen über die Fritfliege (*Oscinella frit* L.) und ihr Auftreten in verschiedenen Höhenlagen der Schweiz. *Landw. Jb. Schweiz*, **51,** 585-666.

SANDERS W., 1960. Eintrag zum Verhalten von *Oscinella frit* L. bei der Eiablage. *Z. angew. Zool.*, **47,** 335-341.

SNOW J.W., CALLAHAN P. S., 1967. Laboratory Mating Studies of the Corn Earworm *Heliotis zea* (Lepidoptera : *Noctuidae*). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **60** (5), 1066-1071.

THIBOUT E., 1972. Etude du comportement de pariade d'*Acrolepia assectella* Zell (Lepidoptere : *Plutellidae*). *Rev. Comp. Anim.*, **6,** 157-161.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 389-406.

Comportement acoustico-sexuel d'une glossine, *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead, 1910

J.-M. RUDRAUF

Laboratoire de Physiologie acoustique,
Centre National de Recherches Zootechniques, I. N. R. A., 78350 Jouy en Josas

Résumé

Des émissions sonores associées au comportement de rencontre sexuelle de la mouche tsé tsé *Glossina fuscipes fuscipes* ont été observées. Dans des conditions expérimentales définies, l'éthogramme permet de préciser 3 catégories de comportements : couples réussissant à s'accoupler, couples à tentative(s) d'accouplement non réussie(s) et couples sans tentative d'accouplement. Les deux premières catégories se caractérisent par l'émission, avant et entre les tentatives d'accouplement, de signaux de fréquences aiguës (jusqu'à 80 kHz), la troisième émettant des signaux de fréquences graves (50 à 13 000 Hz). Si des différences de comportement sont également observables entre ces catégories, il n'a pu être mis en évidence qu'elle était la part exacte des émissions acoustiques dans le rapprochement sexuel.

Introduction

Chez les Diptères, l'étude approfondie des signaux acoustiques liés au comportement sexuel a presque exclusivement porté sur les Moustiques, les Muscides et les Drosophiles. Il a été plus spécialement mis en évidence que la rencontre des sexes est orientée à courte distance par des signaux acoustiques spécifiques, désignés habituellement sous le vocable « ton de vol », terme utilisé initialement par Sotavalta (1947).

Ce n'est que récemment que des travaux ont eut lieu sur certaines espèces du genre *Glossina* ; Van der Plank (1948) a montré qu'il y avait un « signal sonore d'accouplement » d'une fréquence spécifique, essentiel pour que l'accouplement normal puisse s'effectuer ; de plus, Buxton (1955) a suggéré que les sons émis par les glossines étaient des « facteurs sociaux » responsables de la dispersion ou de l'aggrégation de la communauté. L'étude physique a révélé l'existence de modulations de fréquence régulières de certaines émissions sonores des glossines, provoquées par des vibrations musculaires du pterothorax (Kolbe 1973). Erickson et Moeller (1975) ont mis en évidence que les signaux acoustiques émis lors de l'accouplement et par la femelle au

Ce travail a été entrepris au Laboratoire de Physiologie Acoustique de l'Institut National de la Recherche Agronomique qui a mis tout son matériel et une partie de ses moyens à ma disposition pour cette recherche. J'adresse mes remerciements au Directeur du Laboratoire, M. R. G. BUSNEL, et à ses collaborateurs qui m'ont apporté leur concours et tout particulièrement Mme M. C. Busnel qui m'a conseillé et aidé tout au long de cette recherche.

cours de la prise de nourriture chez *Glossina morsitans morsitans* avaient un spectre de fréquence dans la gamme comprise entre 20 et 80 kHz.

Pour notre part, nous avons recherché des phonoréponses spécifiques chez *Glossina fuscipes fuscipes* et, à cet effet, avons entrepris une étude du comportement acoustique associé au comportement sexuel chez cette espèce.

L'étude de la communication acoustique est d'autant plus importante que les publications récentes sur la communication chimique chez les glossines sont contradictoires, l'existence de ces signaux chimiques étant niés par certains (Dean *et al.*, 1969, Turner 1971) alors que d'autres auteurs ont mis en évidence un signal chimique de reconnaissance du sexe, une femelle morte devenant de moins en moins attractive à la suite de passages ou d'élutions successifs dans divers solvants (Langley 1975), ce qui lui confère alors sa valeur informative à courte distance.

I. — Matériel et méthode biologique

Quarante couples de *G. fuscipes fuscipes* * vierges mais ayant atteint leur maturité sexuelle (mâles de 4-8 jours et femelles de 3-6 jours) ont été étudiés, chacun d'eux étant logé dans une cagette de tulle de 6 cm de diamètre et 3 cm de haut ; ce volume minimum est rendu nécessaire par la très faible intensité des émissions sonores qui sont souvent en dessous du bruit de fond ambiant du laboratoire, nécessitant une très grande proximité du microphone.

II. — Technologie physique

Les enregistrements ont été effectués à partir d'une chaîne comprenant 2 microphones Bruel et Kjaer, type 4131 (20 Hz à 20 kHz) et 4135 (30 Hz à 100 kHz), 1 amplificateur Bruel et Kjaer type 2606, 1 magnétophone Nagra III B (30 Hz à 15 kHz) et 1 magnétophone AMPEX type 307 (200 Hz à 80 kHz). Les insectes et le microphone sont mis en place dans une chambre sourde anéchoïque (bruit de fond = 35 dB S.P.L.), maintenue à la température de 25-26 °C. Les insectes, conservés dans une enceinte à forte humidité (80 p. 100), ont été observés le plus souvent de l'extérieur par un système vidéo associé à un enregistrement magnétique sonore ; cependant, pour certains comportements, l'observation visuelle directe à l'intérieur de la chambre sourde s'est avérée nécessaire.

Diverses analyses se complétant les unes les autres ont été effectuées sur les différents types d'émissions sonores :

1) La mesure de l'évolution de l'intensité sonore en fonction du temps est donnée par l'analyseur de niveau Bruel et Kjaer type 2305 (fig. 2).

2) Ce même critère mais en fonction de temps plus courts (de l'ordre de la milliseconde) est analysé à partir de tracés issus d'un oscillographe cathodique Dumont type 304 A (fig. 3).

---

* Je tiens à remercier M. Itard, Chef du Laboratoire d'Entomologie de l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaires des Pays Tropicaux à Maisons-Alfort et ses collaborateurs qui nous ont fidèlement fournis les animaux expérimentaux.

3) La mesure du rapport fréquence/temps est obtenue avec le Sonagraphe (fig. 4).

4) La mesure de l'intensité globale de chaque fréquence à chaque instant est donnée par l'analyseur en temps réel Spectral Dynamic * (fig. 5).

5) La mesure de l'intensité sonore de chaque fréquence du spectre est donnée par 1 spectrographe Bruel et Kjaer type 2107, qui transcrit sur une échelle logarithmique la moyenne intensité/fréquence (fig. 6).

III. — Résultats

A. — *Description du comportement*

Les principaux comportements moteurs, indépendemment des activités acoustiques, comprennent notamment : des activités de vol et de marche, des nettoyages des divers segments du corps, des mouvements d'ailes, des phases d'immobilisation. Les vols sont généralement très courts (quelques dizaines à quelques centaines de ms). La séquence du nettoyage est de durée assez fixe et suit un schéma rigide (par exemple pattes postérieures puis ailes, puis à nouveau pattes postérieures, etc., ou pattes antérieures puis tête, à nouveau pattes antérieures, etc.).

La quantification de ces diverses activités permet de caractériser le comportement sexuel que nous avons divisé en 3 types : accouplement réussi, tentative(s) sans réussite(s), indifférence des partenaires. Certaines des valeurs détaillées sont résumées dans le tableau I. Sur celui-ci sont représentées les nombres des diverses activités motrices et acoustiques au cours de périodes de 30 secondes prises soit d'une manière aléatoire durant la période d'observation, soit précédant immédiatement la tentative d'accouplement. Ces chiffres ont tous été rapportés à un même nombre de couples pour chaque catégorie de comportement.

1. — *Couples présentant des accouplements réussis*

a) *Activités pré-copulatoires.*

A 26-27 °C, la durée de la période pré-copulatoire est très variable (de quelques secondes à une dizaine de minutes, l'accouplement s'effectuant dans certains cas dès la mise en présence des partenaires ; cette différence correspond probablement à une plus ou moins grande maturité sexuelle de l'insecte). Chez les couples présentant une période pré-copulatoire plus longue, on peut observer qu'à l'approche de la copulation, les activités de nettoyage deviennent moins fréquentes alors que les activités de vol et l'émission de « signaux acoustiques aigus » augmentent en nombre (tabl. I, fig. 1).

---

* Analyses effectuées avec l'aimable concours du Laboratoire d'Acoustique de l'E. D. F. à Clamart, directeur M. Mattei.

TABLEAU 1

Répertoire des principales activités motrices et acoustiques au cours des diverses situations comportementales (par tranches de 30. s)
(Les chiffres représentant les moyennes des diverses activités)

	Couples à accouplement réussi		Couples à tentatives d'accouplement non réussies		Couples indifférents	
	30″ aléatoires	30″ précédant l'accouplement	30″ aléatoires	30″ précédant l'accouplement	hypo-actifs	hyper-actifs
Vols mâles	18	30	39	58	9	160
Vols femelles	6	6	67	57	11	50
Marches mâles	3	6	8	8	5	13
Marches femelles	8	6	16	8	6	6
« Signal aigu bref »	3	6	1	3	0	0
« Signal aigu long »	3	6	2	6	0	0
« Signal grave bref »	0	0	0	0	5	0
« Signal grave long »	0	0	0	0	2	0
Mouvement d'aile mâle	0	0	3	1	1	10
Mouvement d'aile femelle	0	0	1	2	0	0
Nettoyage P. A.-tête mâle	12	2	7	2	20	16
Nettoyage P. A.-tête femelle	24	2	9	2	6	6
Nettoyage P. P.-ailes mâle	15	24	18	13	21	33
Nettoyage P. P.-ailes femelle	24	2	24	14	16	12

b) *Description du comportement copulatoire.*

La durée des accouplements varie généralement de 50 à 90 mn ; des accouplements de plus de 180 mn ont toutefois été observés. Le comportement copulatoire comporte 3 phases :

— Le mâle s'étant accouplé à la femelle, les partenaires sont tous deux animés pendant un moment (jusqu'à quelques dizaines de secondes) de mouvements vibratoires violents accompagnés d'émissions sonores intenses. Le mâle frotte rapidement ses pattes postérieures contre l'abdomen et les ailes de la femelle qui, secouée par les mouvements spasmodiques des pattes antérieures et médianes du mâle, est la première à s'immobiliser. Les mouvements du mâle deviennent plus lents et moins amples, puis cessent. La durée de cette phase « d'étreinte » varie de 30 secondes à 4-5 mn.

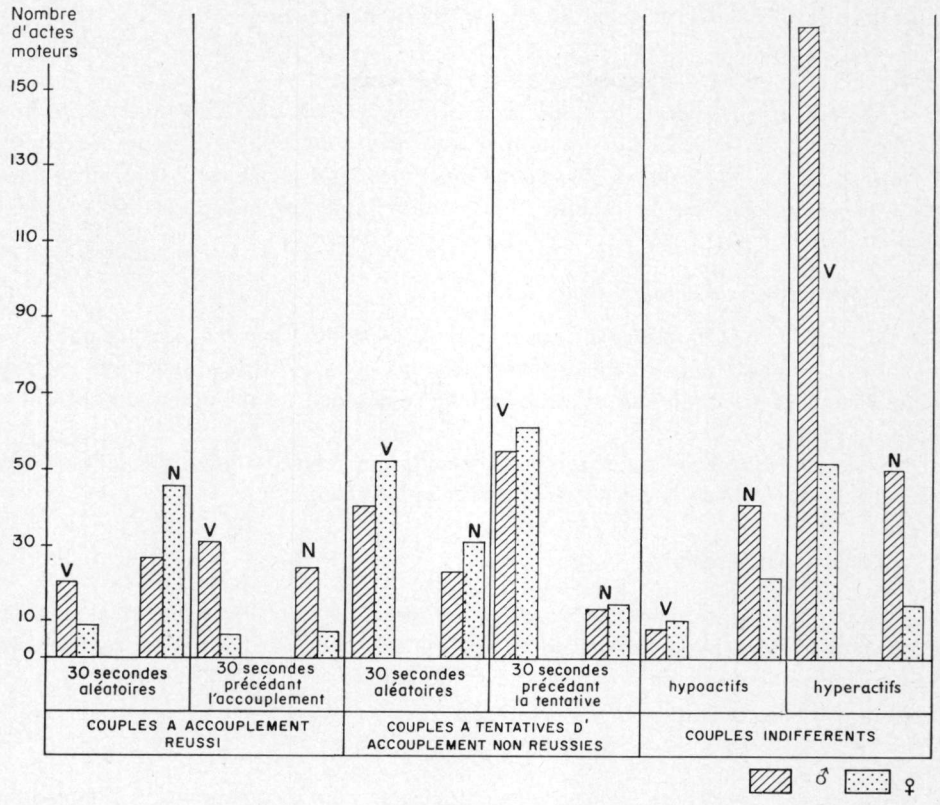


FIG. 1. — *Nombre des activités de vol (V) et de nettoyage (N) selon les différentes catégories de comportement sexuel*

— Une période de silence et d'immobilité précède la 2e phase, caractérisée par l'apparition à intervalles relativement réguliers, de secousses rapides des 2 individus avec émission de « bouffées sonores », espacées de 1 à 2 mn. Ces « reprises d'accouplement » débutent par des mouvements de la femelle qui frotte ses pattes postérieures contre les pattes postérieures et les ailes du mâle ; puis elle entreprend un nettoyage de ses pattes postérieures et ailes. Cette phase occupe la majeure partie du temps consacré à la copulation.

— 15 à 20 mn avant la fin de l'accouplement, les secousses cessent alors qu'apparaissent des mouvements spasmodiques des pattes antérieures et médianes du mâle qui frotte ses pattes postérieures contre l'abdomen de la femelle. Cette phase est entrecoupée d'immobilisations. Le mâle se dresse de plus en plus, recourbant son abdomen autour de celui de la femelle, jusqu'à être pratiquement en position verticale ; ensuite, il se rabat brusquement sur la femelle. Les 2 individus se raidissent un court instant puis le mâle se dégage et s'envole. Cette dernière phase est vraisemblablement concomittante de l'émission du spermatophore, celui-ci n'étant constitué qu'en fin de rapprochement sexuel (Tibayrenc et Itard 1970).

2. — *Couples effectuant des tentatives d'accouplement non réussies*

a) *Activités préliminaires.*

Ce stade se caractérise par une forte activité de vols des 2 partenaires, le nettoyage étant à un niveau plus faible que celui des individus du groupe précédant. A l'approche de la tentative d'accouplement, les vols deviennent plus fréquents ainsi que l'émission des « signaux aigus », alors que les nettoyages se raréfient (tabl. 1, fig. 1).

b) *Tentative(s) d'accouplement.*

La durée d'une tentative d'accouplement varie de 1 ou 2 à une trentaine de secondes. Le mâle monte en vol sur la femelle, les deux individus sont agités de violentes secousses et battent des ailes, la femelle se déplace fréquemment en portant le mâle sur le dos.

L'insuccès est dû soit à l'action de la femelle qui refuse le mâle, soit à l'envol du mâle sans que la femelle ait eu de réaction apparente.

3. — *Couples indifférents*

C'est un groupe formé de 2 catégories de couples au comportement opposé, présentant soit une hyperactivité de vol, soit une hypoactivité ; dans ce dernier cas, ils n'entreprennent que de nombreux soins de toilette.

B. — *Emissions acoustiques*

Toutes les phases de comportement décrites sont accompagnées d'émissions sonores bien distinctes, correspondant au répertoire suivant (tabl. 2) :

TABLEAU 2

Caractéristiques physiques des signaux décrits

	N° Représentation photographique	Durée (ms)	Bande de fréquence (Hz)	Fréquence d'intensité maximum (Hz)	Niveau d'intensité sonore (au-dessus du bruit de fond)
Signaux aigus brefs.....	3a	50 à quelques centaines	50 à 80 000	100-400	15-20 dB
Signaux aigus longs	3b	10 à 30	50 à 80 000	100-400	15-20 dB
Bouffées sonores	3c	15 à 70	50 à 15 000	80-300	10-30 dB
Signaux graves brefs.....	3d	quelques dizaines	50 à 13 000	80-300	10-30 dB
Signaux graves longs	3e	10 à 30	50 à 8 000	100	8-12 dB

- Couples présentant des accouplements réussis :

— phase pré-copulatoire
= signaux aigus brefs
= signaux aigus longs

— phase copulatoire
= émission de longue durée accompagnant la rencontre des sexes
= bouffées sonores.

- Couples effectuant des tentatives d'accouplement non réussies :

— phase préliminaire
= signaux aigus brefs
= signaux aigus longs

— lors de la tentative
= émission accompagnant la rencontre des sexes.

- Couples indifférents :
= signaux graves brefs
= signaux graves longs.

L'étude du son associé au vol appelé « ton de vol » n'a pas été entreprise.

1. — *Couples présentant des accouplements réussis.*

a) *Signaux pré-copulatoires.*

a_1 = signaux aigus brefs.

— Signaux caractérisés par une très faible intensité, ne dépassant guère 15 à 20 dB (à 2-3 cm de la source) au-dessus du bruit de fond (35 dB) ; le signal dure de 50 à quelques centaines de ms (fig. 2*a*, 3*a*).

— La fréquence est très constante, le spectre à large bande allant de 50 Hz à 80 kHz, avec de nombreuses harmoniques de 360 Hz. L'atténuation de l'intensité sonore par rapport à la valeur maximum est de 15-20 dB entre 1 et 3 kHz, de 25 dB à 5 kHz et de 30-35 dB à 7,5 kHz. L'intensité sonore présente encore la moitié de sa valeur maximale à 60 kHz (fig. 4*a*, 5*a*, 6*a*).

a_2 = signaux aigus longs.

— Signaux de même type que les précédents, mais de durée plus longue (de 5 à 30 secondes). Le signal est parfois interrompu par un silence de quelques dizaines de ms ou présente une légère et régulière augmentation d'amplitude dans le temps. Il peut être précédé de 3 à 5 « signaux aigus brefs » (fig. 2*b*). L'oscillographe indique l'existence de trains d'impulsions à structure rythmique, modulés en amplitude (fig. 2*b*).

— Signaux à spectre large et nombreuses harmoniques d'environ 340 Hz, l'intensité diminuant de façon régulière à partir de 2,5 kHz pour être encore à moitié de la valeur maximum à 60 kHz (fig. 4*b*, 5*b*, 6*b*).

b) *Emissions sonores accompagnant l'accouplement.*

b_1 = émission sonore accompagnant le chevauchement de la femelle par le mâle.

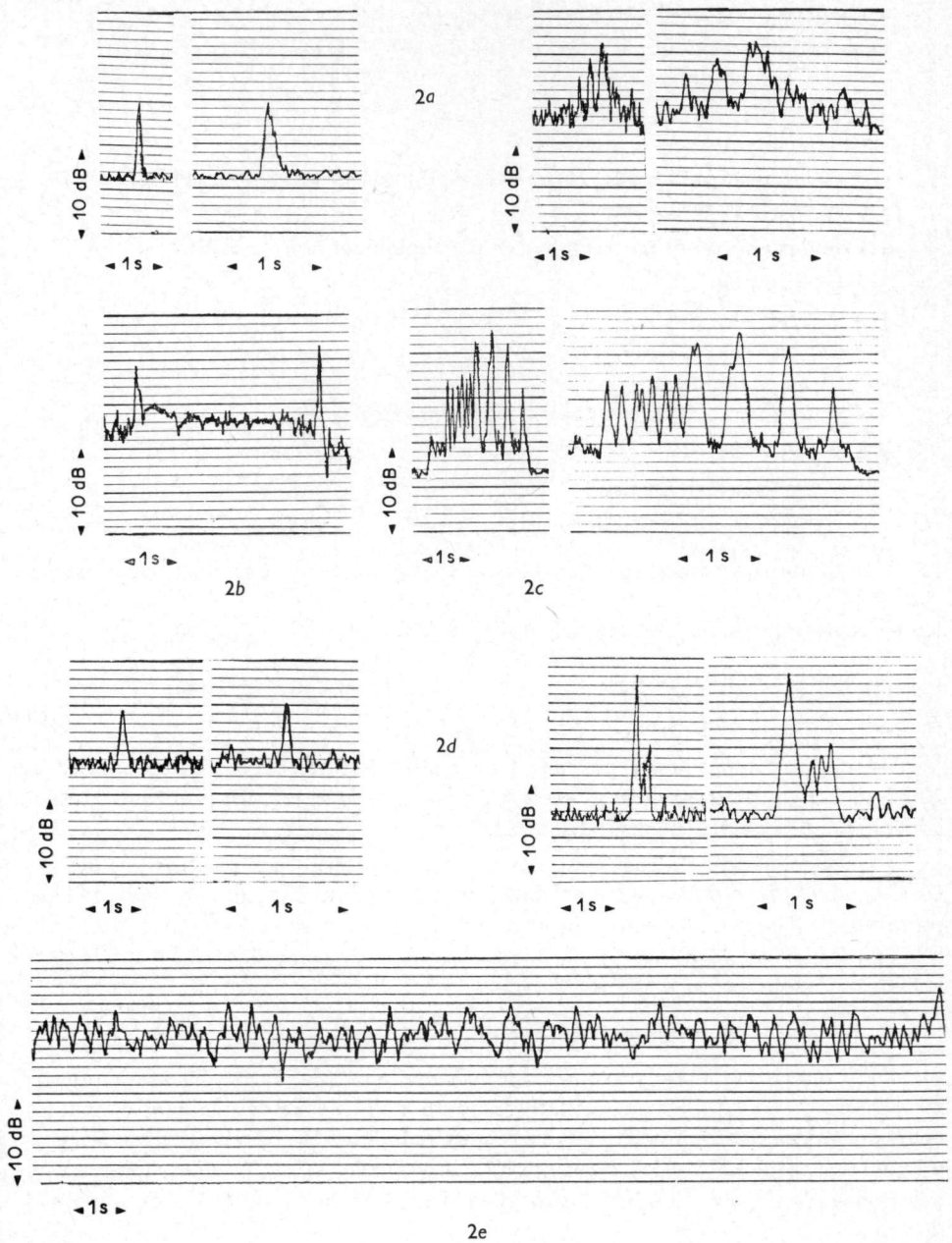


FIG. 2. — *Analyses intensité/temps à l'analyseur Bruel et Kjaer type* 2305

2*a* : signal aigu bref
2*b* : signal aigu long
2*c* : bouffées sonores
2*d* : signal grave bref
2*e* : signal grave long

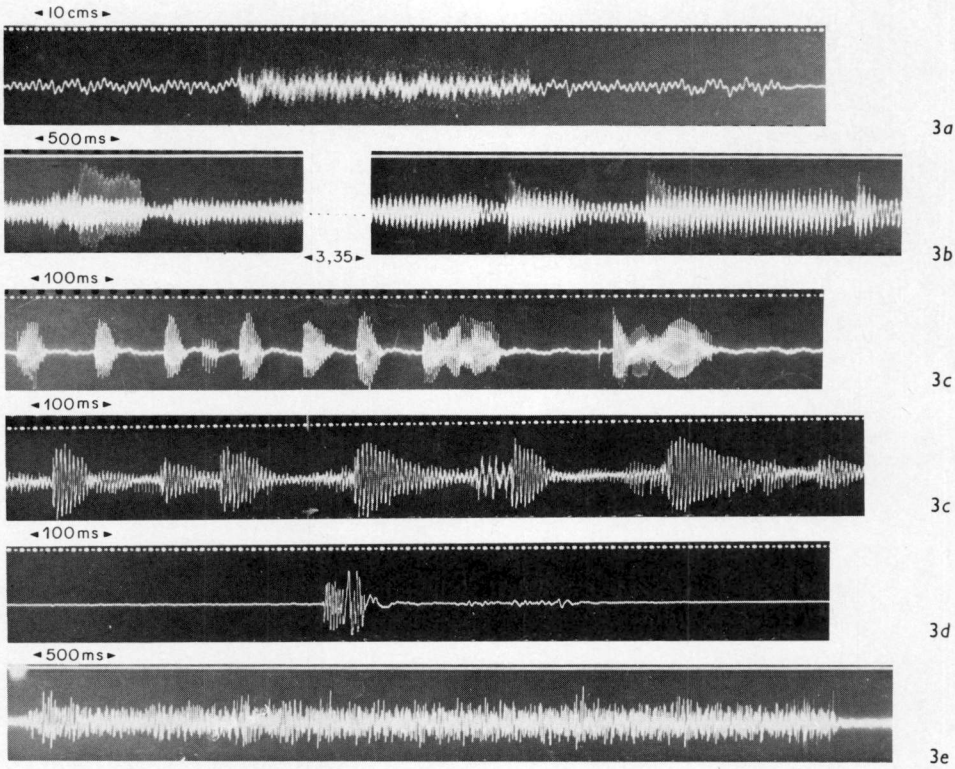


FIG. 3. — *Analyses amplitude/temps à l'oscillographe*

3*a* : signal aigu bref
3*b* : signal aigu long
3*c* : bouffées sonores
3*d* : signal grave bref
3*e* : signal grave long

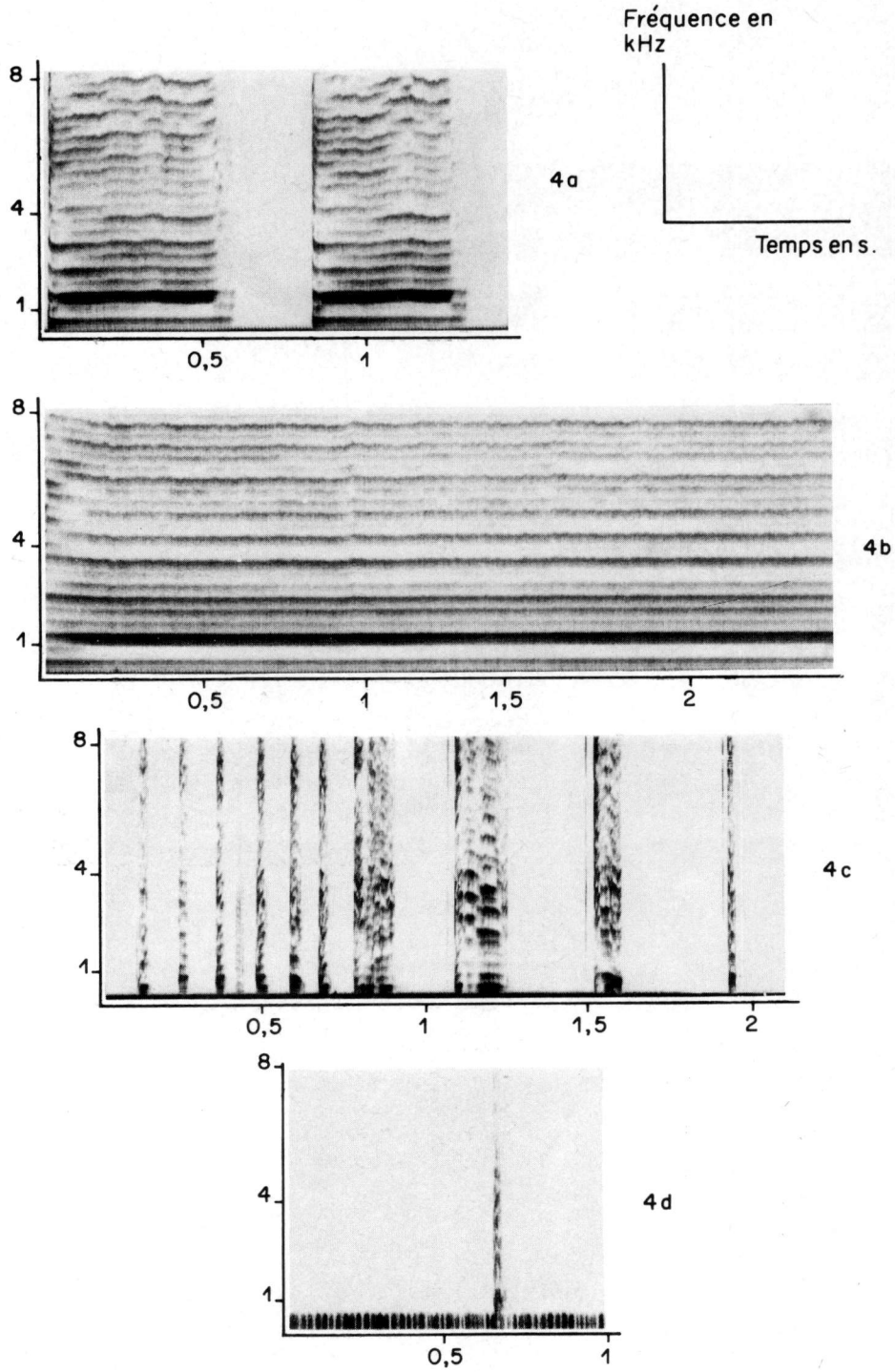
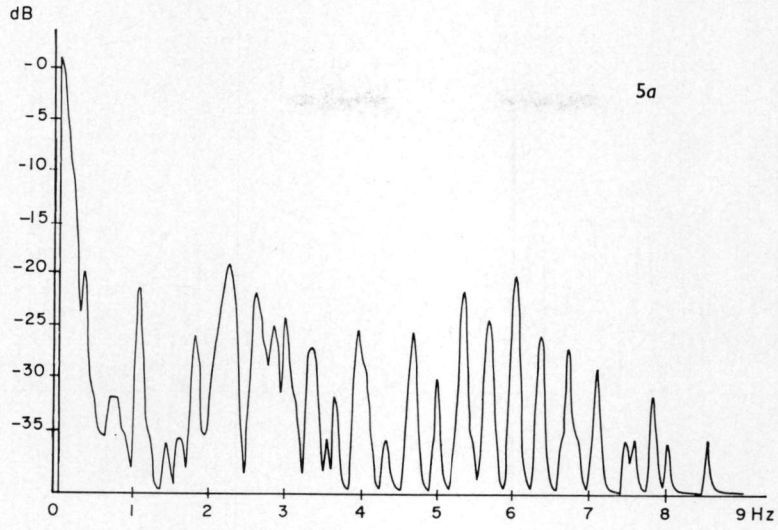
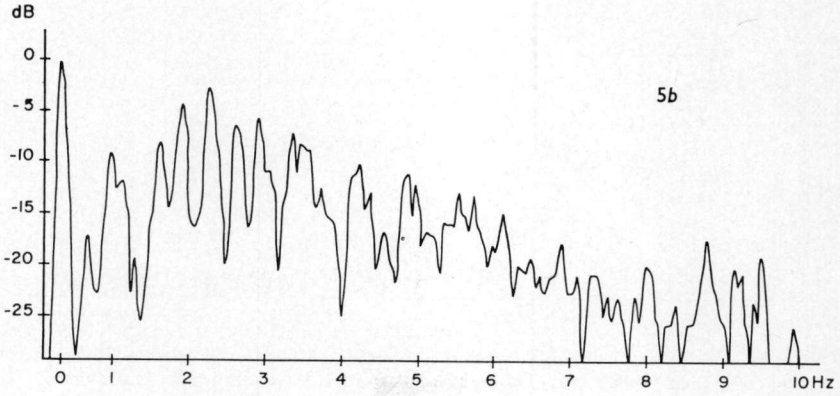


FIG. 4. — *Analyses fréquence/temps au sonographe*

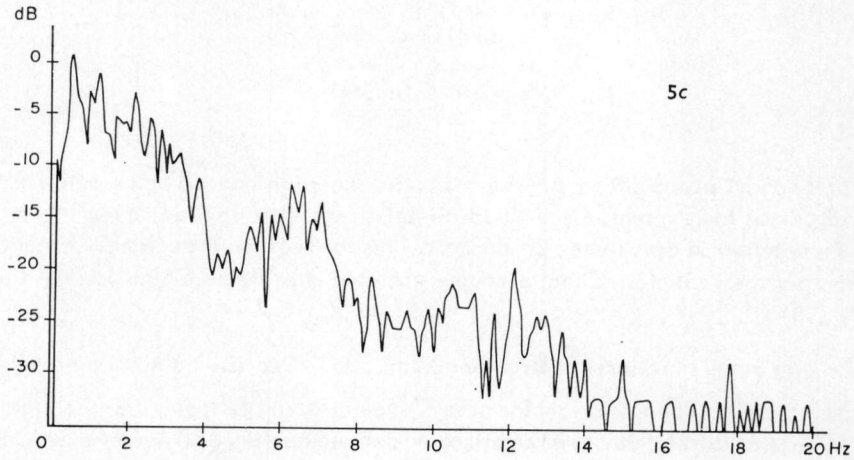
4a : signal aigu bref
4b : signal aigu long
4c : bouffées sonores
4d : signal grave bref


dB
-0
-5
-10
-15
-20
-25
-30
-35
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 Hz

5a


dB
0
-5
-10
-15
-20
-25
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10Hz

5b


dB
0
-5
-10
-15
-20
-25
-30
0 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 Hz

5c

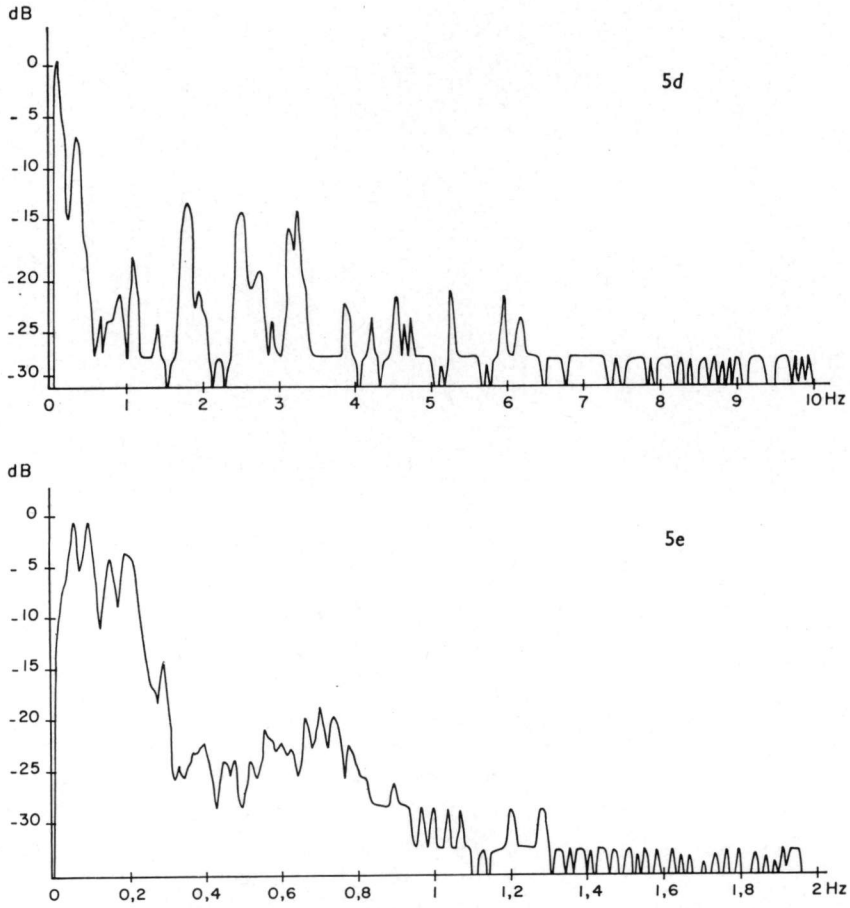


FIG. 5. — *Analyses intensité/fréquence à l'analyseur en temps réel Spectral Dynamic (Intensité représentée par l'atténuation par rapport à l'intensité maximum)*

5*a* : signal aigu bref
5*b* : signal aigu long
5*c* : bouffées sonores
5*d* : signal grave bref
5e : signal grave long.

Par rapport aux signaux précédents, cette émission sonore se caractérise tout d'abord par sa forte intensité (20-30 dB au-dessus du bruit de fond), avec une importante modulation d'amplitude. La durée d'émission varie de quelques secondes à 3-4 mn selon les couples. Chaque couple présente un rythme d'émission qui lui est propre.

b_2 = « bouffées sonores » accompagnant les « reprises d'accouplement ».

Ces « bouffées sonores » sont formées d'une quinzaine de trains d'ondes amorties de 15 à 70 ms de durée chacun, à spectre couvrant une gamme de fréquence de 50 Hz à

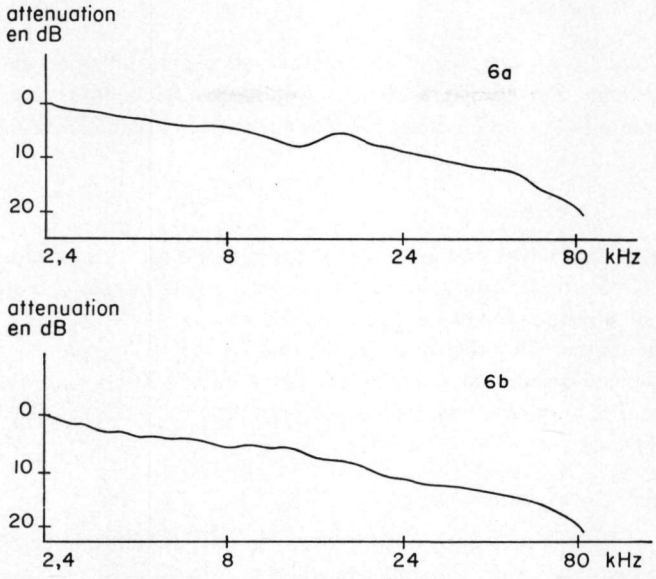


FIG. 6. — *Analyses intensité/fréquence au spectrographe Bruel et Kjaer type* 2107

6a : signal aigu bref
6b : signal aigu long.

15 kHz, l'intensité sonore (30-40 dB au-dessus du bruit de fond) se trouvant répartie entre 80 et 300 Hz ; la différence d'intensité entre les fréquences les plus élevées et les plus faibles est très réduite. Les intervalles entre trains d'ondes sont de l'ordre de 100-200 ms et on peut estimer que ce signal a une structure rythmée (fig. 2*c*, 3*c*, 4*c*, 5*c*).

2. — *Couples effectuant des tentatives d'accouplement non réussies.*

a) *Phase préliminaire.*

Les émissions sonores sont de même nature que celles que nous avons décrites sous le vocable de « signaux aigus » (brefs et longs) dans le paragraphe consacré aux accouplements réussis ; comme pour ceux-ci, ils deviennent plus fréquents à l'approche de la tentative d'accouplement. Leur fréquence d'apparition est très variable selon les couples.

b) *Signaux émis lors de tentatives d'accouplement.*

L'intense émission sonore concomittante à cette phase est de même nature que celle accompagnant le chevauchement de la femelle par le mâle lors des accouplements réussis. Elle se caractérise par un début d'émission bref et intense (30-40 dB au-dessus du bruit de fond) correspondant au bruit de vol du mâle quand il vient vers la femelle, suivi d'une phase moins intense de 10 à 20 dB, mais soutenue pendant toute la durée de l'émission sonore.

Le décours temporel de l'intensité sonore au cours de cette émission varie d'un couple à l'autre, mais est semblable pour les différentes tentatives entreprises par un même couple.

3. — *Couples indifférents.*

Aucune émission sonore (sauf les tons de vol) n'a été mise en évidence chez les couples hyperactifs. Par contre, les émissions sonores des couples hypoactifs diffèrent fondamentalement de celles étudiées précédemment par l'emploi exclusif de « signaux graves ».

a) *Signaux graves brefs.*

— Ils se caractérisent par un signal transitoire de forte amplitude (25-35 dB au-dessus du bruit de fond), de quelques dizaines de ms de durée. Ces signaux peuvent être uniques ou émis par séries de 2 ou 3 (fig. 2*d*, 3*d*).

— Ils présentent un spectre couvrant une bande de fréquence de 50-80 Hz à 10 kHz. L'intensité maximum se maintient entre 80 et 300 Hz ; au-delà de cette fréquence, l'intensité diminue très lentement pour atteindre 20-25 dB d'atténuation à 2 kHz (fig. 4*d*, 5*d*).

b) *Signaux graves longs.*

— Ils sont formés de signaux complexes, de niveau faible et constant (5 à 10 dB au-dessus du bruit de fond). Ce sont des émissions de 10 à 30 secondes de durée, de type « bourdonnement » (fig. 2*c*, 3*c*).

— Leur spectre de fréquence est très resserré, la fréquence fondamentale étant voisine de 100 Hz, avec des harmoniques de 100 Hz. L'atténuation est de 20 dB à 400 Hz et de 25 dB à 800 Hz (fig. 5*e*).

IV. — Discussion

L'observation du comportement sexuel de *Glossina fuscipes fuscipes* permet de distinguer des couples chez lesquels la 1re tentative d'accouplement mène à la copulation, des couples à tentative(s) d'accouplement non réussie(s) et des couples indifférents au sein desquels on peut distinguer des couples caractérisés par une hyperactivité de vol et d'autres caractérisés par une hypoactivité de vol.

La mise en évidence de ces 3 catégories de comportements en réponse à une même situation expérimentale (mise en présence du mâle et de la femelle) nous a amené à rechercher leurs différences éthologiques et acoustiques, comparaison portant essentiellement sur leurs émissions sonores, sur l'importance relative des activités de vol et de nettoyage et sur l'existence d'une parade de cour.

A. — *Postures alaires*

Contrairement aux observations effectuées sur la Drosophile (Benett-Clark, Ewing, Manning, Cook, Conolly, Spieth) où il a été observé des postures de parade dues uniquement au mâle, la prise de certaines postures, se caractérisant par l'extension d'1 ou des 2 ailes selon certains angles avec l'axe du corps, est observable chez la Glossine aussi bien chez la femelle que chez le mâle (tabl. 3). Cependant, il n'a pas été possible de définir d'éthogramme de la parade nuptiale ou « comportement de cour », l'enchaînement de ces séquences posturales présentant une grande hétérogé-

TABLEAU 3

Bilan des diverses positions d'ailes

Positions d'ailes	Nombre d'apparitions total	Nombre d'apparitions après un vol	Nombre d'apparitions après 1 nettoyage	Nombre d'apparitions isolées
↖ ou ⊢ ♀	21	13	5	3
↖ ou ⊢ ♂	8	7	1	0
↑ ou ⊣ ♀	5	4	1	0
↑ ou ⊣ ♂	16	15	1	0
⅄ ou ⊣⊢ ♀	9	3	6	0
⅄ ou ⊣⊢ ♂	0	0	0	0
Prises par l'individu le plus actif	30	23	7	0
Prises par l'individu le moins actif	29	19	7	3

↑ ↖ aile gauche ou droite formant un angle inférieur à 90° par rapport à l'axe du corps

⊣ ⊢ aile gauche ou droite formant un angle de 90° par rapport à l'axe du corps

⅄ ⊣⊢ les deux ailes formant un angle inférieur ou égal à 90° par rapport à l'axe du corps

néité. On pourra toutefois remarquer (tabl. 1) que ces parades n'ont été observées que chez les couples indifférents ou tentant en vain de s'accoupler. Tout se passe comme si les couples qui réussissent à s'accoupler n'avaient pas besoin de ce type de comportement lorsque les partenaires sont déjà très près l'un de l'autre. Chez ces couples en effet, que ce soit dès la mise en présence ou après un temps relativement court, la première tentative d'accouplement est réussie et mène à la copulation. Le « comportement de cour » n'étant pas une condition préalable nécessaire à l'accouplement comme il l'est chez la Drosophile, on peut se poser la question de sa finalité chez la Glossine. Serait-il un comportement « ancestral » ou « vestigial » auquel il ne serait fait appel que dans le cas où d'autres signaux (chimiques, visuels ou acoustiques) ne seraient pas efficaces pour permettre l'union des sexes ?

B. — *Importance relative des activités de vol et de nettoyage*

La première constatation que l'on puisse retirer de l'observation du tableau 1 est l'existence d'une augmentation graduelle du nombre de vols selon les catégories de couples étudiés, cette activité étant faible chez les couples « indifférents et hypoactifs », plus importante chez les couples « à accouplement réussi », puis « à tentatives(s) d'accouplement non réussie(s) » pour être maximum chez les couples « indifférents et hyperactifs ». De même, les activités de nettoyage sont les moins nombreuses chez les couples « à tentative(s) d'accouplement non réussie(s) », croissent pour les couples « à

accouplement réussi » et sont les plus importantes pour les couples « indifférents », qu'ils soient hyper- ou hypoactifs.

Il est frappant de noter que ce soient les couples les moins actifs et les couples les plus actifs qui ne tentent jamais de s'accoupler. L'existence de nombreuses postures de parade chez les couples hyperactifs indiquerait pourtant que ceci n'est pas dû chez ces derniers à un manque d'attirance envers le partenaire. Le ou les facteurs de non réussite de ces deux groupes ne sont très probablement pas les mêmes.

L'activité de vol, que l'on peut considérer comme un reflet de l'état d'excitation général de l'individu, est donc plus ou moins directement liée à la réussite du comportement sexuel. Le tableau 1 nous montre en effet une augmentation du nombre de vols lors des 30 secondes précédant l'accouplement ou la tentative d'accouplement. Cette augmentation des vols ne peut être interprétée comme assurant une plus grande possibilité de contacts tactiles qui entraîneraient l'accouplement, puisque les couples hyperactifs ne tentent pas de s'accoupler. On peut se demander s'il n'existe pas un seuil en dessous duquel la motivation sexuelle n'existe pas et un autre seuil au-delà duquel l'excitation générale est trop importante, ne permettant pas à l'insecte de se focaliser sur un comportement bien défini.

De même, le tableau 1 indique une diminution des nettoyages lors des 30 secondes précédant la tentative d'accouplement ; ces activités étant très nombreuses chez les couples sexuellement indifférents, qu'ils soient hypo- ou hyperactifs, on peut faire l'hypothèse que ces importantes activités de nettoyage représentent un comportement de substitution.

C. — *Emissions acoustiques*

On peut nettement distinguer les émissions acoustiques des couples sexuellement actifs des émissions acoustiques des couples sexuellement inactifs. Ceux-ci émettent des signaux de fréquence relativement basse (50 Hz à 10 kHz) en comparaison des signaux émis par les couples sexuellement actifs dont les « signaux aigus » couvrent un domaine de fréquence de 50 Hz à plus de 80 kHz. Ces derniers signaux, à fréquences harmoniques de 350-300 Hz, correspondent aux signaux modulés décrits par Kolbe (1973). Contrairement aux travaux de Erickson et Moeller (1975), il n'a pas été enregistré de signal dont l'intensité maximale est portée par des fréquences ultrasonores.

On peut se demander si ces émissions sonores sont des signaux ou des bruits. Il n'a pas été possible d'obtenir de tentatives d'accouplement par la réémission de « signaux aigus » mais le fait que ces émissions sonores ne soient pas utilisées au hasard, que selon la « motivation » sexuelle soient émis tels ou tels sons et que le nombre des « signaux aigus » augmente à l'approche de la tentative d'accouplement nous amène à envisager l'existence d'un lien entre ces émissions sonores et l'état physiologique de l'émetteur. C'est en ce sens que nous considérons que ces émissions sonores peuvent être appelées signaux, étant un reflet d'un certain état d'activation du système nerveux transmissible aux congénères. Ces « signaux aigus » sont d'ailleurs fréquemment entendus au sein de groupes de Glossines, mâles ou femelles, leur nombre croissant avec l'agitation de la cage les renfermant ; ce ne sont pas des signaux spécifiques du comportement sexuel.

V. — Conclusions

Cette étude aborde des points non encore abordés par les travaux antérieurs à savoir l'étude éthologique du comportement sexuel de la Glossine et l'étude approfondie des aspects physiques des signaux liés à ce comportement, Ericsson et Moeller (1975) n'ayant notamment porté leur attention que sur les émissions sonores accompagnant la copulation et les prises de nourriture.

Les résultats de cette étude indiquent que le comportement sexuel de *Glossina fuscipes fuscipes* est réglé par divers facteurs endo- et exogènes, la réunion des sexes dans des conditions expérimentables stables n'aboutissant pas nécessairement en un comportement sexuel normal et stéréotypé. Certains comportements et signaux acoustiques émis en réponse à la situation expérimentale reflètent les différents niveaux d'accomplissement de ce comportement sexuel. Les signaux émis par des individus ayant atteint un niveau d'excitation compatible avec une activité sexuelle étant d'une très faible portée, ceci à cause de leur faible intensité et de leur fréquence relativement élevée, on peut douter de leur valeur attractive en nature.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Acoustic and sexual behaviour of Glossina fuscipes fuscipes *Newstead*, 1910

Sound-waves connected with the sexual behaviour of the Tsetse-fly *Glossina fuscipes fuscipes* have been observed. In well-defined experimental conditions, the ethogram enables us to single out three different ways of behaving : pairs with successful mating, pairs with unsuccessful attempt(s) at mating and pairs without any attempt(s) at mating. The first and the second groups are distinguished by the emission of high-pitched frequency signals (up to 80 kHz), before and between attempts at mating ; the third one emitting low-pitched signals (50 to 13 000 Hz). Although differences in the way of behaving are also noticeable between those groups, it has not been possible to determine exactly what part acoustic emissions are playing during sexual foreplane.

Références bibliographiques

BENETT-CLARK H. C., EWING A.W., MANNING A., 1973. The persistence of courtship stimulation in *Drosophila melanogaster*. *Behav. Biol.*, **8,** 763-769.

BLANC J. P., 1970. Les glossines. Méthodes de lutte. Thèse faculté mixte de Médecine et de Pharmacie, Toulouse, France.

BUXTON P. A., 1955. The natural history of tsetse flies London, Lewis.

CONOLLY K., COOK R., 1973. Rejection responses by female *Drosophila melanogaster* : their ontogeny, causality and effects upon the behaviour of the courting male. *Behaviour*, **44,** 142-166.

COOK R. M., 1973. Physiological factors in the courtship processing of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, **19,** 397-406.

DEAN G. J.W., CLEMENTS S. A., PAGET J., 1969. Observations on sex attraction and mating behavior of the tsetse fly *Glossina morsitans orientalis Vanderplank*. *Bull. Entomol. Res.*, **59,** 355-365.

ERICKSON I. E. C., MOELLER A. R., 1975. Sound production in the tsetse fly *Glossina morsitans morsitans*. *J. Acoustic. Soc. Am.*, **57,** 984-986.

ERICKSON I. E. C., MOELLER A. R., 1975. Tsetse fly *Glossina morsitans morsitans* produces ultrasound related to behavior. *Experientia*, **31,** 788-790.

EWING A.W., BENETT-CLARK H. C., 1968. The courtship songs of *Drosophila*. *Behaviour*, **31,** 288-301.

KARTMANN L., COMPAU E. J., NEWCOMB E. H., MORRISON F. D., 1946. A note on the noise-making ability of the tsetse fly *Glossina palpalis Rob.-Desv.* (Diptera, Glossinidae) while in flight. *J. Parasit.*, **32,** 91.

KOLBE F. F., 1973. The modulated sounds made by the tsetse fly *Glossina brevipalpis* Newstead. *Zool. afric.*, Cape Town, **8** (2), 241-258.

LANGLEY P. A., 1975. Sex recognition pheromone in tsetse fly *Glossina morsitans. Nature.*, **254,** 5495 : 51-53.

RUDRAUF J. M., 1973. Comportement et répertoire acoustique d'une Glossine : *Glossina fuscipes fuscipes.* Mémoire D. E. A. — Université de Paris VI, France (non publié).

SOTAVALTA O., 1947. The flight tone (wing stroke frequency) of insects. *Acta Entomol. Fenn.*, **4,** 117.

SPIETH H. T., 1974. Courtship behavior in *Drosophila. Ann. Rev. Entomol.*, **19,** 385-405.

TIBAYRENC R., ITARD J., 1970. Note sur quelques modalités de l'insémination chez les glossines (« Diptera-muscidae »). *Rev. Elev. Méd. vét.*, Pays trop., **23** (3), 333-335.

TURNER D. A., 1971. Olfactory perception of live hosts and carbon dioxide by the tsetse fly *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank. *Bull. Entomol. Res.*, **61,** 75-96.

VAN DER PLANK F. L., 1948. Experiments in cross-breeding tse-tse flies (*Glossina* species). *Ann. Trop. Med. Parasit.*, **42,** 131-153.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 407-423.

Nouvelles données sur les méthodes d'évaluation des populations de pucerons (Homoptères, Aphididae) : séparation des insectes de leur plante-hôte et dénombrement

J. M. RABASSE et Y. BOUCHERY

Station de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, INRA,
37, *boulevard du Cap*
06602 *Antibes*

Station de Zoologie,
Centre de Recherches de Colmar, INRA,
28, *rue de Herrlisheim, B. P.* 507
68021 *Colmar Cedex*

Résumé

Pour suivre l'évolution des populations de pucerons, il est nécessaire de séparer de leur plante-hôte et de dénombrer des colonies comportant souvent plus de 1 000 individus.

Les méthodes de séparation et de dénombrement sont nombreuses. Nos travaux permettent d'apporter des précisions sur la sécurité d'emploi de plusieurs méthodes couramment utilisées (mesure du volume des pucerons, méthode deWaters, grille de Strickland) et ils nous ont conduits à élaborer plusieurs méthodes de séparation (chaleur, lavage) et de comptage (sous-volume d'une suspension, grille à pastilles, compteur automatique).

Introduction

Les études écologiques d'insectes nécessitent la mesure d'un certain nombre de paramètres caractérisant les populations. Les pucerons ont la particularité d'avoir des formes aptères et ailées en mélange et un chevauchement des générations. Une étude démographique doit prendre en compte l'abondance des pucerons, mais aussi la structure de leurs populations : pourcentage des différents stades, des individus parasités ou malades, etc... Au caractère particulier de la biologie des pucerons s'ajoute la grande variabilité des niveaux de populations qui peuvent passer en quelques semaines, pour une colonie, de quelques individus à plusieurs milliers. Il est facilement compréhensible que, dans ces conditions, les dénombrements *in situ* soient généralement impraticables. C'est pourquoi les travaux d'écologie sur les pucerons font appel à des méthodes de prélèvement et de dénombrement des populations très diverses.

Les techniques d'évaluation des populations aphidiennes ont récemment été regroupées et décrites dans une revue bibliographique de Heathcote (1972). Elles

comprennent quatre étapes : l'échantillonnage du végétal, le prélèvement, la séparation des pucerons de la plante et le dénombrement. Pour les deux premières phases, les techniques dépendent étroitement du puceron et de la plante, et il est difficile de dégager des règles générales. En ce qui concerne la séparation et le dénombrement, nos travaux sur les fluctuations de populations de pucerons, en relation avec le milieu naturel (action des prédateurs, des parasites et des maladies) (Bouchery, 1977, Rabasse et Robert, 1975, Rabasse et Brunel, 1977) nous ont conduits à utiliser diverses méthodes. Nous avons été amenés à faire une étude critique sur des bases expérimentales des méthodes existantes, à modifier ces méthodes ou à en concevoir de nouvelles.

I. — Séparation des pucerons de leur plante-hôte

Tant que les colonies ne dépassent pas quelques dizaines d'individus, la technique la plus rapide consiste à récolter les pucerons au pinceau. Dès que les populations deviennent plus importantes, ceci est irréalisable. Il est alors possible soit d'essayer de modifier le comportement des pucerons pour qu'ils retirent leurs stylets et se déplacent, soit de les détacher mécaniquement de leur plante-hôte. La conservation du matériel se fait, de toutes façons, dans l'alcool à 70°.

1. — *Séparation par répulsifs chimiques*

Gray et Schuh (1941) ont utilisé pour récolter *Acyrthosiphum pisum*, puceron qui se laisse tomber naturellement à la moindre alerte, un Berlese, où l'effet de la chaleur a été remplacé par divers produits chimiques. La méthylisobutylcetone a donné le meilleur résultat. C'est ce produit que préconise Pielou (1961) pour séparer *Aphis pomi* de sa plante-hôte. Nous l'avons essayé pour séparer *Aphis fabae* de la féverole et *Cavariella aegopodii* de carottes. Le produit est inefficace pour *A. fabae* et d'une activité très variable sur *C. aegopodii* (28 à 65 p. 100 de pucerons séparés après secouage). Cette technique a été abondonnée en raison de son inefficacité et de son manque de fidélité.

L'un de nous a essayé l'action du farnesol sur *A. fabae*. En effet, Edwards *et al.* (1973) signalent que le trans-beta-farnesene a une action d'alarme sur *Myzus persicae* (Sulzer). Il était possible que le farnesol, corps voisin, ait aussi une action. L'essai n'a pas été probant, mais c'est une voie à exploiter conjointement avec l'avance des connaissances sur les phéromones de pucerons.

2. — *Séparation par la chaleur*

Nous avons utilisé des températures modérées pour provoquer le retrait des stylets et le vagabondage des pucerons avant qu'ils ne meurent. La séparation des pucerons de leur plante se fait alors par secouage. Les essais pratiqués sur *C. aegopodii* ont donné des résultats satisfaisants. La température et le temps de chauffage doivent être adaptés avec précision à chaque cas. On peut indiquer comme base de départ un chauffage de 10 mn dans une étuve à 50 °C.

3. — *Séparation par lavage à l'alcool*

Quatre lots de feuilles de carotte (chaque lot comprenant les feuilles de 12 plantes) ont été lavés dans un récipient rempli d'alcool à 70°. 71 p. 100 à 95 p. 100 des *C. aegopodii* ont été séparés de leur plante-hôte. Des résultats meilleurs ont été obtenus avec *M. persicae* sur aubergine avec de l'alcool à 90°. Les exuvies remontent à la surface, ce qui permet de les séparer facilement.

4. — *Séparation par lavage à l'eau*

a) *Gros débit à l'eau froide.*

La méthode de séparation qui a été utilisée principalement sur *A. fabae*, puceron difficile à détacher de son hôte, est la suivante : la plante est maintenue à la main dans un récipient constitué d'un seau terminé par un entonnoir qui s'emboîte sur un ou plusieurs tamis (fig. 1). De l'autre main, l'opérateur tient un tuyau de caoutchouc

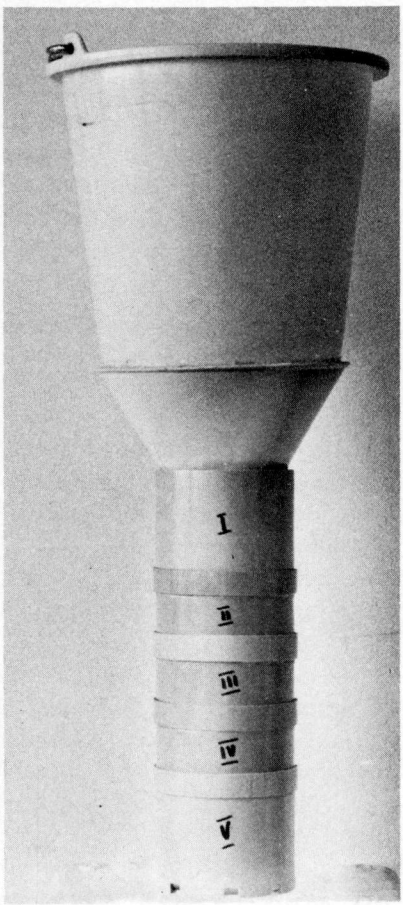


FIG. 1. — *Dispositif de récolte des pucerons. Seau monté sur le jeu de tamis.*

souple de diamètre 6 mm intérieur et 10 mm extérieur relié à un robinet. En pinçant le tuyau à la main il est possible de faire un jet plat et puissant qui détache très efficacement les pucerons. Trois minutes suffisent pour un opérateur entraîné à séparer les milliers de pucerons portés par un pied de féverole. Cette technique a été appliquée avec succès à différentes espèces de pucerons et de plantes. Elle permet de récolter le matériel vivant sur le tamis : les prédateurs, les pucerons ainsi que les pucerons parasités sont mis en élevage avec succès. Les contrôles ont montré que dans de rares cas quelques jeunes larves restent fixées. Le pourcentage de pucerons non séparés est extrêmement faible.

b) *Faible débit à l'eau chaude.*

Le lavage peut être fait avec de l'eau à 60 °C avec un faible débit (40 l/heure). Le jet est produit par une buse type « Vermorel ». Les pucerons sont récupérés avec l'eau dans un vaste récipient qui est ensuite versé sur un tamis. Contrairement au cas précédent, les pucerons ne sont pas récoltés vivants.

Les deux méthodes permettent de séparer un fort pourcentage de pucerons de la plante de façon constante, car, en plus de l'efficacité de la technique, le manipulateur surveille l'opération lorsqu'il travaille sur des pucerons peu mimétiques. Elles conviennent pour des études portant sur la mesure des populations et l'appréciation de la structure de nombreuses colonies de grande taille. Le lavage à l'eau froide est la seule méthode qui permette de garder le matériel vivant. Les méthodes de lavage à l'eau présentent l'inconvénient d'éliminer les conidies d'entomophthorales, et d'empêcher leur identification ultérieure. Il faut donc, s'il est nécessaire de tenir compte des champignons entomopathogènes, prélever des pucerons mycosés avant lavage et les conserver de façon à garder les spores.

II. — Méthodes de dénombrement

Une des particularités des populations de pucerons est leur taux de croissance très élevé dans certaines conditions. En quelques semaines une colonie d'*A. fabae* peut passer de quelques individus à plusieurs milliers, sur féverole (Bouchery, 1977). Dans des conditions très favorables, en serre, sur aubergine, les populations de *M. persicae* doublent tous les trois jours (Rabasse, 1977). Il est clair que les temps de dénombrement sont très variables en fonction des échantillons et demandent un travail énorme pour les populations importantes. C'est pourquoi la mise au point de techniques permettant de réduire les temps de comptage est une nécessité.

1. — *Comptage de la totalité des pucerons*

C'est la méthode la plus simple et la plus précise. Un calcul de corrélation entre l'effectif des colonies et le temps nécessaire à leur dénombrement montre que ces deux termes sont proportionnels ($r = 0{,}82$ et 0,87 pour 2 séries d'essais portant respectivement sur 70 et 102 colonies d'effectifs allant de 32 à 4 700 pucerons). Selon l'opérateur et le nombre de catégories (larves, aptères, ailés, sains ou mycosés) dans lesquelles sont rangés les insectes, une personne peut trier et dénombrer 1 000 à 2 000 pucerons par heure, rangés dans 6 à 8 catégories. Ce travail est très long et

fastidieux. Il est possible de l'aménager pour éviter les erreurs de comptage. C'est l'intérêt de l'appareil de Verna (1967) qui a été fabriqué pour trier les arthropodes du sol en milieu liquide ; il peut parfaitement être adapté au tri des aphides en alcool. L'opérateur dirige sur l'insecte à compter une pipette ; il provoque l'aspiration par un contacteur placé sur la pipette, qui actionne une électrovanne commandant une dépression (simplement obtenue par gravité). Le contacteur actionne en même temps un compteur. Les pucerons peuvent ainsi être dénombrés catégorie par catégorie sans erreur possible.

Quels que soient les aménagements, quand il faut compter plusieurs centaines de milliers de pucerons, il est nécessaire soit de procéder par sondage en fractionnant convenablement les échantillons, soit d'utiliser une méthode automatique.

2. — *Comptage après fractionnement de l'échantillon*

A partir d'un lot d'aphides conservés en alcool, il s'agit de prélever plusieurs parties qui soient suffisamment représentatives de la population de départ afin de les dénombrer.

a) *Mesure du volume des pucerons.*

Heathcote (1972) expose les différentes techniques de mesure du volume de quantités importantes de pucerons et il indique les limites de celles-ci. La méthode de Banks (1954) est la plus intéressante. L'opérateur fait écouler l'alcool de l'échantillon, puis remplit un tube de 0,2 cm^3 avec les pucerons autant de fois que nécessaire. Puis il estime la population en comptant les pucerons contenus dans 6 des tubes ainsi remplis. Cette méthode se prête à peu de modifications. Il faut en effet choisir le volume le plus petit possible, mais la commodité de manipulation impose de ne pas descendre en dessous de 0,2 cm^3. L'un de nous a utilisé cette méthode sur *A. fabae*, ce qui permet d'apporter des éléments sur la précision du procédé.

Les pucerons ont été mis dans des tubes de 14 mm de long et 5 mm de diamètre, soit 0,275 cm^3. Dix-huit colonies ont ainsi été totalement dénombrées. Les nombres moyens de pucerons par tube sont relativement groupés (348 à 845). Il n'y a pas de liaison entre la moyenne du nombre de pucerons par tube et sa variance obtenues sur des échantillons différents (coefficient de corrélation : $r = 0{,}35$), ce qui signifie que l'erreur probable est indépendante de la taille des pucerons. *Quelle que soit la composition des colonies de pucerons, la précision des comptages est la même.* La figure 2 donne les coefficients de variation que nous avons obtenus et qui sont compris entre 2,5 p. 100 et 14,7 p. 100. Avec le même puceron, Banks fournit des données permettant de calculer

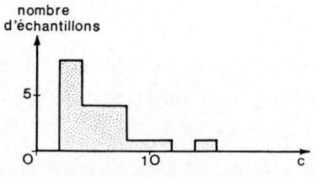


FIG. 2. — *Méthode de Banks : coefficients de variation (c) observés des distributions de nombres de pucerons par tube pour 19 échantillons triés par cette méthode.*

le coefficient de variation, qui varie de 3,7 à 6,9 selon les opérateurs (calculé sur 30 à 36 fractions d'un même échantillon comportant 19 500 aphides environ).

Dans une population distribuée normalement (Dagnelie, 1970), le nombre d'observations n nécessaires pour obtenir dans 95 p. 100 des cas une erreur maximale L est :

$$n = \frac{(1{,}960)^2\,\sigma^2}{L^2} \qquad \sigma^2 : \text{variance de la population} \qquad (1)$$

soit, avec $p = \frac{L}{m}$ et $c = \frac{\sigma}{m}$

p : erreur tolérable exprimée en pourcentage de la moyenne
c : coefficient de variation de la population
m : moyenne de la population.

$$n = \left(\frac{1{,}960\ c}{p}\right)^2 \qquad (2)$$

dans le cas qui nous intéresse, où la population est finie, on effectue la correction :

$$n' = \frac{n}{1+f} \qquad f : \text{fraction échantillonnée de la population .} \qquad (3)$$

N'ayant jamais assez de données pour le vérifier, nous supposerons que la distribution des fractions d'une colonie suit une loi normale. Si l'on retient, d'après nos données et celles de Banks, un coefficient de variation de 7 p. 100, les formules (2) et (3) nous donnent le nombre de fractions à compter pour obtenir une précision donnée (tabl. 1).

TABLEAU 1

Méthode de BANKS : nombre n' de fractions d'une colonie comportant N fractions, devant être dénombrées pour estimer la population avec une précision p dans 95 p. 100 *des cas*

p = 10 p. 100	N	2	3 et plus					
	n'	1	2					
p = 5 p. 100	N	2	3-4	5-8	9-14	15-29	30-99	100 et plus
	n'	2	3	4	5	6	7	8

D'après nos observations il n'est pas nécessaire de compter systématiquement 6 tubes comme le fait Banks, et il est souvent possible de réduire le nombre de fractions comptées comme le montre le tableau 1.

La méthode de Banks offre donc un champ d'applications intéressant lorsque l'on peut se contenter d'une faible précision (p = 10 p. 100) ou lorsque l'on dénombre de très forts échantillons de plus de 3 ou 4 000 aphides.

b) *Division de l'échantillon mis en suspension.*

α) *Méthode de Waters* (1969).

Cette méthode, mise au point pour des insectes dulçaquicoles, peut également être utilisée pour les aphides. Les insectes sont disposés dans un bécher incliné dans le fond duquel arrive un faible courant d'eau. Ce courant provoque une agitation, qui disperse les insectes et le contenu du récipient se déverse lentement par le bec. Les insectes sont recueillis dans une boîte circulaire divisée en 8 secteurs par des parois verticales et animée d'un mouvement circulaire uniforme de 50 tours/minute.

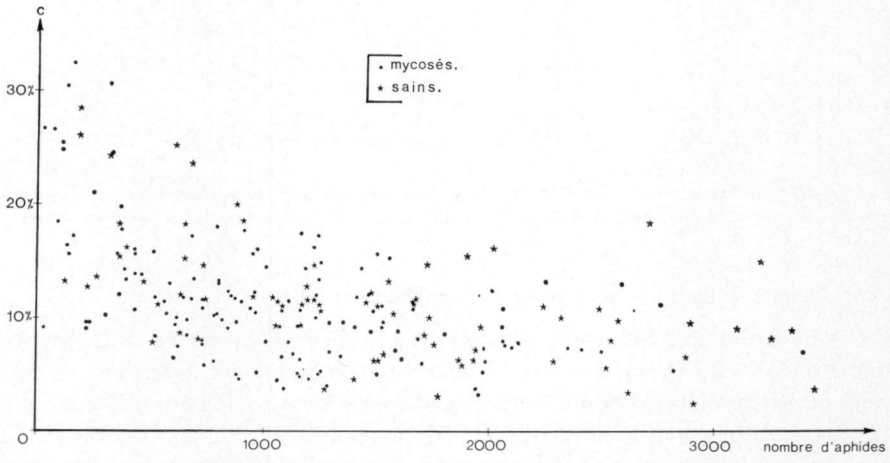


FIG. 3. — *Méthode de Waters : Relation entre le coefficient de variation (c) observé des comptages des 8 fractions et la taille de l'échantillon.*

La figure 3 indique les résultats que nous avons obtenus avec un tel appareil sur des colonies d'*A. fabae* séparées en pucerons sains et pucerons mycosés. Dans la zone d'utilisation pratique de l'appareil, soit de 500 à plus de 3 000 aphides par échantillon, le coefficient de variation calculé sur les 8 fractions obtenues est indépendant du nombre de pucerons dans l'échantillon. *La précision obtenue ne dépend donc pas de la taille de l'échantillon.* En supposant normale la distribution des comptages des 8 fractions, il est possible, à l'aide des formules 2 et 3 de calculer la précision du résultat à partir du coefficient de variation. La figure 4 donne les valeurs de la précision en fonction du coefficient de variation et du nombre de fractions dénombrées. En comptant 3 fractions sur 8, on obtient une précision du même ordre de grandeur que le coefficient de variation. Il est vraisemblable qu'en manipulant avec beaucoup de précautions et en utilisant un appareil très bien réalisé, les coefficients de variation observés seraient moins dispersés. Il est possible de réduire le comptage de la population de 5/8 ce qui est un gain de temps appréciable.

Cependant, il faut noter qu'avec cette méthode, pour une précision donnée, le temps de comptage est proportionnel à la taille de l'échantillon, contrairement à la méthode de Banks.

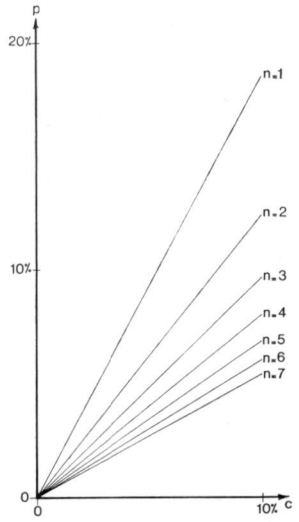


FIG. 4. — *Méthode de Waters : Relation théorique entre le coefficient de variation (c) de la distribution du nombre de pucerons par fraction et la précision de l'estimation (p) pour n des 8 fractions dénombrées.*

β) *Comptage dans un sous-volume d'une suspension.*

Les pucerons sont mis en suspension dans de l'eau additionnée de méthyl-cellulose à 2 p. 1 000. La méthyl-cellulose a pour fonction de former avec l'eau un liquide ayant une viscosité élevée afin d'éviter une sédimentation rapide des pucerons. L'opération se fait dans une fiole jaugée afin de connaître exactement le volume de la suspension. Un agitateur magnétique assure une dispersion homogène. Les prélèvements se font à la pipette. Dans la pratique il est intéressant de travailler avec des fioles jaugées de volume différent : 250 ml, 500 ml, 1 000 ml pour avoir une densité de pucerons voisine avec des échantillons de taille différente, et ainsi de pipeter des volumes du même ordre de grandeur. Le dénombrement des pucerons dans les volumes pipetés permet de calculer le nombre total de pucerons dans l'échantillon, en multipliant le résultat du comptage par le rapport des volumes, ceci à l'erreur près de la méthode. Un comptage des pucerons contenus dans 100 ml du même échantillon de 1 l répété 10 fois donne le résultat suivant : moyenne 169,8 écart type 9,21. 95 p. 100 des prélèvements sont compris entre 151,7 et 187,9, la distribution étant normale. La précision de cette méthode est satisfaisante. Elle présente l'avantage sur la précédente d'être plus souple dans le dimensionnement du sous-échantillon et ainsi, si une précision déterminée est recherchée, le comptage (partie la plus longue de l'opération) peut être réduit au minimum (voir paragraphe *d*). Cette technique est réalisable avec du matériel simple existant dans tous les laboratoires.

c) *Méthodes des grilles*

Ces méthodes consistent à verser les pucerons dans un récipient, généralement une boîte de Pétri et à dénombrer ceux qui sont situés sur une fraction de la surface totale matérialisée par une grille. Le résultat du comptage est multiplié alors par le rapport des surfaces.

α) *Grille de Strickland* (1954).

Cette grille circulaire est très voisine de celle proposée par Morgan *et al.* (1955) pour les acariens. Le cercle est divisé d'une part par 35 rayons équidistants, d'autre part par 11 cercles disposés de telle sorte que les surfaces des anneaux qu'ils délimitent soient identiques. Les dénombrements sont effectués dans un secteur sur deux et, à l'intérieur de chaque secteur, dans une fraction de couronne sur trois. Les surfaces ainsi délimitées sont arrangées systématiquement et représentent 1/6 de la surface totale.

Nous avons cherché à savoir comment se distribuaient les comptages en répétant 63 fois le comptage d'une même colonie contenant 1 840 aphides. Nous avons obtenu les résultats suivants : moyenne $\bar{x} = 195{,}3$; mode $\hat{x} = 195$; médiane $\bar{\bar{x}} = 196$; écart type $s = 18{,}4$. Le test de χ^2 accepte l'hypothèse de normalité de cette distribution (χ^2 observé $= 4{,}95$; $\chi^2\ 0{,}05 = 9{,}49$). Les coefficients de Fischer sont les suivants :

$$g_1 = \frac{m^3}{s^3} = 0{,}0199 \qquad \text{et} \qquad g_2 = \frac{m_4}{s^4} - 3 = -0{,}274\,.$$

La distribution observée est symétrique et un peu plus aplatie qu'une loi normale. *Le résultat du comptage est indépendant de la façon dont les pucerons se répartissent sur la grille.*

TABLEAU 2

Méthode de STRICKLAND : Coefficient de variation de 6 répétitions de comptages de colonies d'Aphis fabae *de différentes tailles*

Nombre d'aphides par colonie	325	485	676	706	888	1 102	1 285	1 289	1 518	1 609	1 914
Coefficient de variation	7,9	6,4	10,1	7,4	5,4	5,9	3,8	4,0	7,4	7,9	4,0

Le coefficient de variation de 6 comptages effectués avec cette grille semble assez stable en fonction de la taille de la colonie (tabl. 2) ; pour les 63 répétitions mentionnées plus haut, il est de 9,4 p. 100.

Le plus grave défaut de cette méthode est la possibilité d'erreur systématique mise en évidence par la figure 5. Le biais introduit est important, puisque l'estimation passe de 166 p. 100 de la valeur réelle pour une colonie de 325 aphides à 95 p. 100 pour une colonie de 1 914 aphides. Nous en examinerons plus loin les causes possibles. Il est important de souligner les risques d'erreurs systématiques, qui, en général, ne sont pas envisagés par les expérimentateurs qui éprouvent leurs méthodes.

β) *Grille à pastilles.*

L'un de nous, en utilisant la grille de Strickland a trouvé que pour un travail de routine, le repérage des surfaces à compter est difficile et fatiguant, ce qui l'a conduit à réaliser une grille plus simple. Cette grille a été réalisée pour être utilisée sous une boîte de Pétri ; elle est donc ronde. La surface d'échantillonnage est constituée de 20 pastilles circulaires qui représentent 25 p. 100 de la surface totale. La répartition

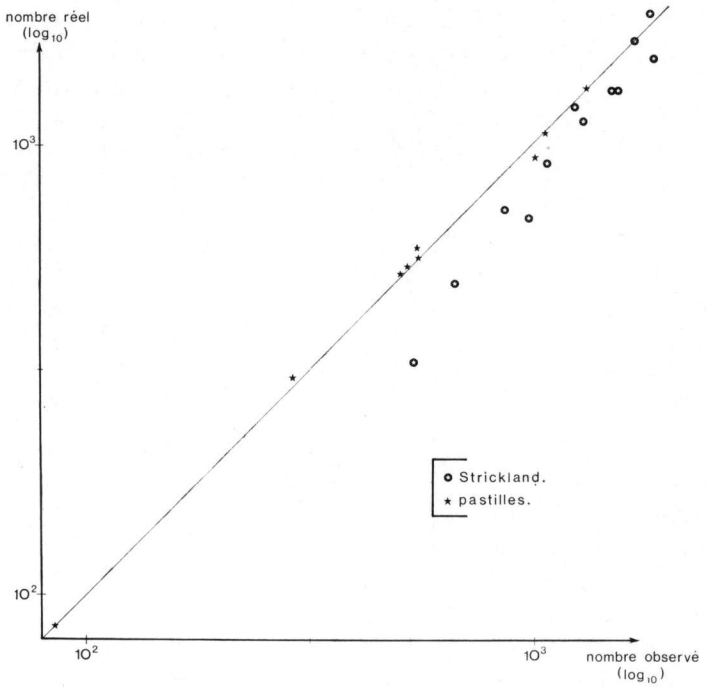


FIG. 5. — *Méthode des grilles : relation entre le nombre d'aphides par échantillon et son estimation par plusieurs comptages (grille à pastilles) ou 6 répétitions de comptage (grille de Strickland).*

a été faite de façon à ce que les pastilles soient placées au milieu de couronnes dont les surfaces sont proportionnelles à celles des pastilles (fig . 6), afin que le facteur répartition des pucerons sur la boîte n'intervienne pas dans le résultat, ce qui élimine un facteur personnel lié au manipulateur. La simplicité de cette grille en rend l'utilisation aisée, sa disposition régulière permet de compter sans que l'œil s'égare, ce qui est un des avantages de la grille d'Henderson (1960). Le petit nombre de surfaces de forme

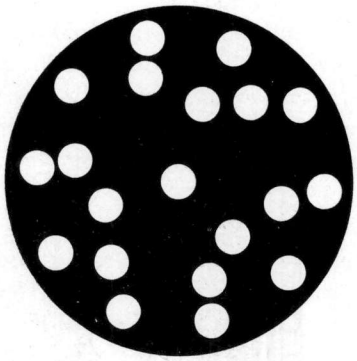


FIG. 6. — *Grille à pastille.*

circulaire donne un rapport $\frac{\text{périmètre}}{\text{surface}}$ faible, ce qui limite le pourcentage de pucerons à cheval entre les deux surfaces. Le comptage en est accéléré car l'observateur a moins de décisions à prendre pour savoir s'il doit compter ou non les pucerons sur la frontière.

La précision, comme dans le cas de l'appareil de Waters dépend de l'effectif à compter et elle s'améliore rapidement avec l'augmentation de l'effectif comme le montre la figure 7.

La possibilité d'une erreur systématique liée à l'effectif de l'échantillon a été envisagée. Un calcul de corrélation montre qu'il n'y a pas de liaison entre l'effectif et l'erreur en valeur algébrique obtenue par comptage sur la grille. Une représentation graphique montre qu'il y a une bonne linéarité entre le nombre de pucerons estimés sur la grille et leur nombre réel, contrairement aux résultats obtenus avec la grille de Strickland (fig. 5). Ce phénomène est attribué à la grande différence des rapports $\frac{\text{périmètre}}{\text{surface}}$ qui existe entre les deux grilles. En effet, il est probable que le manipulateur ait tendance à compter des pucerons qui chevauchent la frontière, même quand ceux-ci sont plutôt vers l'extérieur, quand ils sont peu nombreux et qu'à l'inverse il ait plutôt tendance à les rejeter quand ils sont très nombreux. Comme cette possibilité se présente beaucoup plus rarement sur la grille à pastilles que sur la grille de Strickland, ce phénomène est insensible sur la grille à pastilles. Pour sa commodité d'emploi ainsi que sa justesse, c'est cette dernière qui est préférée.

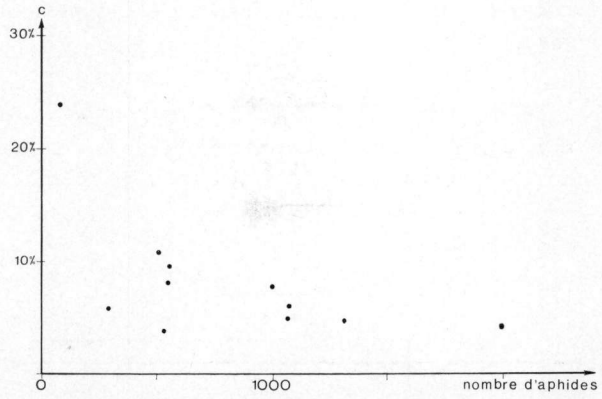


FIG. 7. — *Grille à pastilles : relation entre le coefficient de variation (c) de répétitions de comptages et la taille de l'échantillon.*

d) *Estimation de la composition de l'échantillon.*

Quelle que soit la méthode de fractionnement de l'échantillon adoptée, l'opérateur dénombrera les pucerons dans un nombre n′ de fractions pour estimer le nombre total d'insectes avec une précision donnée, comme nous l'avons montré. Dans la même opération, il identifiera les différentes catégories (stades larvaires, formes adultes, pucerons mycosés...). Cependant, il devra se fixer une précision minimale dans l'esti-

mation du pourcentage de ces catégories. Il peut ainsi être amené à compter une catégorie très peu représentée (nymphes à certaines dates par exemple) dans plus de n′ fractions. Il peut aussi séparer des catégories difficiles à distinguer (1er et 2e stades larvaires par exemple) et bien représentées dans moins de n′ fractions.

Rappelons que le nombre de pucerons P à dénombrer pour obtenir dans 95 p. 100 des cas une erreur maximale d sur le pourcentage attendu p de la catégorie dans l'échantillon est :

$$P = \frac{4\,p(1 - p)}{d^2} \qquad (4)$$

auquel on fera subir la correction de population finie (formule 3). Un abaque permet d'utiliser facilement ces formules (Dagnelie, 1970).

3. — *Tri mécanique des différents stades*

Les méthodes précédentes visent à diminuer le travail de reconnaissance et de comptage. Nous envisagerons maintenant celles qui sont destinées à automatiser la séparation des stades de pucerons, puis leur dénombrement.

a) *Méthode des tamis.*

Ce qui distingue essentiellement les différents stades de pucerons est leur taille (fig. 8). Il est donc rationnel d'utiliser ce critère pour les séparer. Une série de tamis en toile métallique a été construite (fig. 1, tabl. 3) en vue de trier les différents stades de pucerons. Cette méthode est directement utilisable en aval des méthodes de séparation des pucerons par lavage.

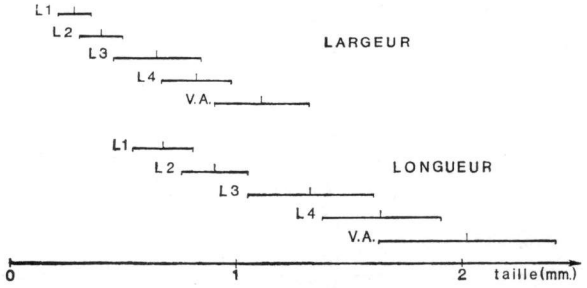


FIG. 8. — *Mensurations d'*Aphis fabae *SCOP (m ± 1,96 σ) obtenues sur des lots de 30 individus provenant d'élevage (L1 : larve du 1er stade ; V. A. : femelle virginipare aptère).*

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau 3 pour une récolte d'*A. fabae* sur féverole par lavage à gros débit.

Le premier tamis arrête les débris végétaux et permet une bonne séparation des gros prédateurs qui sont facilement récupérables.

Le deuxième tamis retient les fourmis (généralement *Lasius niger*) et les momies.

Les trois autres tamis ne contiennent que des pucerons exempts de débris végétaux. La répartition des différents stades dans les tamis montre que les adultes et les

TABLEAU 3

Taille des tamis destinés à trier le matériel après lavage

N° du tamis	Taille de la maille	Faune récoltée
1	1,8 × 1,8 mm	Coccinelles, grosses larves de Syrphes, grosses larves de Coccinelles, débris végétaux
2	1,1 × 1,5 mm	Fourmis, momies, larves de Coccinelles et de Syrphes
3	0,7 × 0,7 mm	*Aphis fabae* Ailés, Ad. apt., Nymphes, L4
4	0,45 × 0,45 mm	*Aphis fabae* L3, L2
5	0,2 × 0,2 mm	*Aphis fabae* L2, L1

grosses larves se retrouvent dans le tamis 3, les larves des 1er et 2e stades dans le tamis 5. Il y a un mélange de larves du 3e et du 2e stade dans le tamis 4. Le comptage des différentes fractions peut se faire par diverses méthodes. La limite de cette technique est due à la mauvaise séparation entre les formes différentes de pucerons, comme le laisse présager l'examen de la figure 8, qui montre des chevauchements de tailles entre les différents stades. Ces mélanges ne seraient pas trop gênants si les proportions sur les tamis étaient constantes. Cependant les variations de tailles des pucerons au cours de l'évolution des colonies (Way et Banks, 1967) font que des animaux appartenant aux mêmes catégories peuvent se retrouver sur des tamis différents.

Cette technique n'est utilisable que pour simplifier le tri ultérieur.

b) *Chute en milieu liquide.*

Cette technique se référant à la loi de Stokes et employée en Nématologie par Seinhorst (1956) a été essayée par Kershaw (1964) sur *Myzus persicae*. Elle a été abandonnée en raison de ses résultats médiocres.

Actuellement, il n'y a pas de méthode satisfaisante de séparation des différents stades de pucerons.

4. — *Dénombrement automatique*

L'aspect fastidieux et rebutant du comptage de pucerons a amené différents auteurs à essayer d'automatiser cette opération. Le principe consiste à faire défiler les pucerons devant un détecteur qui déclenche le comptage. Lowe et Dromgoole (1958) utilisent la variation de résistance créée par le passage des pucerons, Baronio (1958) utilise un dispositif opto-électronique, de même que Bonin et Hilgner (1974) et Pearson *et al.* (1975).

Pour notre part, nous avons réalisé un appareil ayant le même principe que celui de Baronio. Les pucerons entraînés par un courant d'eau passent entre une source lumineuse et un phototransistor (fig. 9). Chaque occultation du faisceau provoque l'enregistrement d'une unité sur le compteur (1). Ce dernier est réalisé essentiellement

(1) La description complète de l'appareil n'entre pas dans le cadre de cet article, nous tenons à la disposition des personnes intéressées les détails concernant sa réalisation.

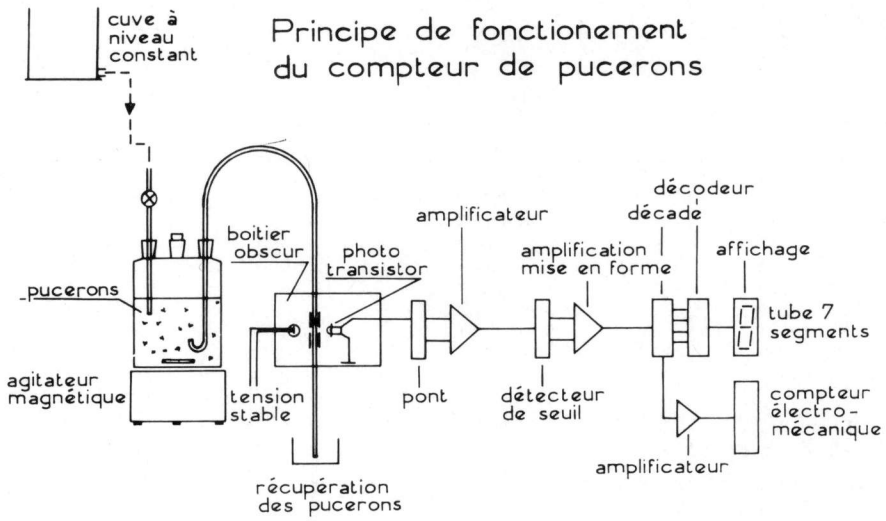


FIG. 9. — *Principe de fonctionnement du compteur de pucerons.*

avec des circuits intégrés ce qui en fait un appareil robuste et de réalisation simple et peu coûteuse.

Des séries de comptages réalisés sur différents échantillons donnent les résultats indiqués dans le tableau 4.

TABLEAU 4

*Résultats du dénombrement automatique de colonies d'*Aphis fabae

Nombre de pucerons comptés manuellement	500	500	1 000	2 000
Comptage électronique				
1er comptage	492	460	966	2 070
2e comptage	492	481	1 010	2 180
3e comptage	487	497	1 043	2 211
4e comptage	513	496	1 067	2 226

Les résultats sont satisfaisants puisque leur précision est généralement supérieure à 10 p. 100. Cette méthode est très intéressante car elle est automatique et il est possible de compter un grand nombre de pucerons sans immobiliser un opérateur.

Néanmoins, elle présente des inconvénients car il n'est pas possible de tenir compte des différents stades, or il n'existe pas de méthode satisfaisante de séparation des stades. Enfin, si les échantillons sont sales, contenant des particules végétales, d'autres animaux ou des exuvies comme c'est le cas dans les vieilles colonies, le comptage est faussé.

Pour des études où il est indispensable de connaître la structure de la population, ces méthodes automatiques ne conviennent pas. Dans l'état actuel des choses, il n'est pas possible de les améliorer pour séparer les différents stades larvaires dans les comptages. Il n'est donc pas possible de faire des études fines de populations avec ces techniques et il faut avoir recours à des tris manuels. Cependant, il n'est pas impensable de réaliser des dispositifs automatiques de comptage des différents stades en faisant appel aux techniques d'analyse de l'image. Ceci nécessiterait un investissement en matériel et en moyens intellectuels important ; c'est sans doute pour cette raison que cela n'est pas encore réalisé.

TABLEAU 5

Avantages et inconvénients des méthodes de séparation des pucerons de leur plante-hôte

	Taux de séparation	Fidélité	Moyens mis en œuvre	Durée de l'opération	Possibilité d'élever le matériel récolté	Possibilité de déterminer les Entomophthorales
Pinceau	T. B.	T. B.	Faibles	Très long	+	+
Méthylisobutylcétone...	M	M	Faibles	court	—	+
Chaleur	B	B	Etuve	court	—	—
Lavage alcool.....	B	B	Utilisation de grande quantité d'alcool	court	—	+
Eau froide	T. B.	T. B.	Faibles	court	+	—
Eau chaude	T. B.	T. B .	Source eau chaude	court	—	—

T. B. : Très bien. B : Bien. M : Mauvais.

TABLEAU 6

Avantages et inconvénients des méthodes de dénombrement

	Temps de comptage	Séparation des différents stades	Moyens mis en œuvre	Ajustement de la taille du sous-échantillon à la précision recherchée	Précision de la méthode	Facilité d'emploi
Comptage direct	long	possible	faibles	./.	T. B.	+
Volume des pucerons	moyen	possible	faibles	oui	B	—
Waters	moyen	possible	importants	non	B	+
Sous volume d'une suspension	moyen	possible	faibles	oui	B	+
Grille Strickland	moyen	possible	faibles	non	M	+
Grille à pastilles.....	moyen	possible	faibles	non	B	+
Compteur automatique ..	court	impossible	importants	./.	B	+

T. B. : Très bien. B : Bien. M : Mauvais.

Conclusion

Les tableaux 5 et 6 résument les avantages et les inconvénients des diverses méthodes de séparation et de dénombrement. Leur examen montre qu'il n'y a pas de méthode parfaite, il n'est donc pas possible de conseiller une méthode universelle.

La séparation au pinceau est obligatoire lorsque l'on a affaire à de très faibles populations, particulièrement dans le cas de pucerons de la même couleur que le végétal, ce qui est fréquent. Le chauffage en étuve et l'utilisation de répulsifs peuvent être utiles pour les pucerons pour lesquels ils sont efficaces : par exemple, la séparation à l'aide de répulsifs directement sur le terrain est très pratique pour certaines études. Le lavage, enfin, semble devoir être retenu pour les populations abondantes, avec un avantage pour le lavage en alcool lorsqu'il y a des mycoses.

Le comptage direct est, bien entendu, la solution la plus simple lorsque les échantillons comportent peu de pucerons. Pour les colonies de taille habituelle, la méthode de Banks nous semble pratique et intéressante lorsque l'on peut se contenter d'une précision assez faible. La méthode de Waters, le prélèvement d'un sous-volume de suspension et les méthodes de grilles, parmi lesquelles nous donnons la préférence à la grille à pastilles, répondent au même objectif ; chaque méthode présente des avantages et des inconvénients. Un compteur automatique permet d'avoir rapidement de bonnes données sur la population de nombreuses colonies, mais, utilisé seul, il ne fournit aucun élément explicatif sur leur structure.

Chacun, en fonction des problèmes qu'il a à résoudre et de ses contraintes, doit opter pour la méthode la plus adaptée. Nous espérons que cette étude facilitera les choix et évitera des tâtonnements et des erreurs méthodologiques.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

New data on the evaluation methods of the Aphididae populations ; extraction techniques of aphids from plant and counting techniques

Accurate counting of aphid colonies and sorting the insects into different categories are basic needs for population dynamics studies. This paper deals with extraction techniques of aphids from plants and counting techniques of large samples. The authors bring some informations about the accuracy of usual methods, i. e. volumetric methods, Strickland's counting grid, Waters' method. They also describe some more or less new techniques they used and tested during work on different species of aphids i. e. washing and heating for extracting, automatic counter, grid with disks and picking with a pipette in a suspension of aphids for counting.

Références bibliographiques

BANKS C. J., 1954. A method for estimating populations and counting large numbers of *Aphis fabae* SCOP. *Bull. Ent. Res.*, **45**, 751-756.

BARONIO P., 1968. Ricerche su un metodo di conteggio delle popolazioni di afidi. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, **29**, 139-148.

BONIN W., HILGNER W., 1974. A new procedure and counting instrument for acaricide tests. *Bull. Ent. Res.*, **63**, 423-424.

BOUCHERY Y., 1977. Le puceron noir de la fève *Aphis fabae* SCOP. (Homoptère *Aphididae*) en Alsace : Fluctuation de population sur féverole de printemps en relation avec les facteurs du milieu (température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte). *Ann. zool. Ecol. Anim.*, **9,** 63-86.

DAGNELIE P., 1970. Théorie et méthodes statistiques, **2,** 18-20, 96-98. Duculot, Gembloux.

EDWARDS L. J., SIDDAL J. B., DUNHAM L. L., UDEN P. et KISLOW C. J., 1973. Trans-β-farnesene, Alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* SULZER. *Nature*, **241,** 126-127.

GRAY K. W., SCHUH J., 1941. A method and contrivance for sampling pea aphid populations. *J. econ. Entomol.* **34,** 411-415.

HEATHCOTE G. D., 1972. Evaluating aphid populations on plants in VAN EMDEN H. F. — *Aphid technology*, 105-145, *Academic Press* — Londres et New York.

HENDERSON C. F., 1960. A sampling technique for estimating populations of small arthropods in soil and vegetation. *J. Econ. Entomol.* **53,** 115-121.

HUGHES R. D. et WOOLCOCK L. T., 1963. The use of an electronic counter in population studies of the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.). *N. Z. J. Agric. Res.*, **6,** 320-327.

KERSHAW W. J. S., 1964. Aphid sampling in sugar beet. *Pl. Path.*, **13,** 101-106.

LOWE A. D., DROMGOOLE W. V., 1958. The development of an electronic aphid-counter. *N. Z. J. Agric. Res.*, **1,** 903-912.

MORGAN C. V. G., CHANT D. A., ANDERSON N. H., AYRE G. L., 1955. Methods for estimating orchard mite populations, especially with the mite brushing machine. *Can. Entomol.*, **87,** 189-200.

PEARSON J. W., BEACH R. L., McCLELLAND G. A. H., 1975. An electronic insect counter. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **68,** 68-72.

PIELOU D. P., 1961. A volumetric method for the determination of numbers of apple aphids *Aphis pomi* DE GEER, on samples of apple foliage. *Can J. Pl. Sci.*, **41,** 442-443.

RABASSE J. M., 1977. Note préliminaire sur l'utilisation des chocs thermiques en lutte intégrée contre *Myzus persicae* SULZ. en serre. *C. R. Coll. O. I. L. B./S. R. O. P.* « *Lutte intégrée en culture sous verre* », *Antibes, mai* 1976. *Bull. S. R. O. P./W. P. R. S.* 1976/4, 99-103.

RABASSE J. M., BRUNEL E., 1977. *Cavariella aegopodii* SCOP. (*Hom., Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. 2. Régulation naturelle par Aphidiides (Hym.) et Entomophthorales. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9,** 481-496.

RABASSE J. M., ROBERT Y., 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* SCOP. dans l'Ouest de la France. 2. Etude des populations sur hôtes primaires et féverole de printemps. *Entomophaga*, **20,** 49-63.

SEINHORST J. W., 1956. The quantitative extraction of nematodes from soil. *Nematologica*, **1,** 249-267.

STRICKLAND A. H., 1954. An aphid counting grid. *Pl. Path.* **3**, 73-76.

VERNA A., 1967. Un appareil de tri à comptage automatique pour la microfaune du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **4** (1), 113-117.

WALKER A. L., CATE J. R., PAIR S. D., BOTTRELL D. G., 1972. A volumetric method for estimating populations of the greenbug on grain sorghum. *J. econ. Entomol.* **65,** 422-423.

WATERS T. F., 1969. Subsampler for dividing large samples of stream invertebrate drift. *Limnol. oceanogr.*, **14,** 813-815.

WAY M. J., BANKS C. J., 1967. Intra-specific mechanisms in relation to the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* SCOP. *Ann. Appl. Biol.*, **59,** 189-205.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 425-441.

Le modèle de Volterra-Kostitzin en dynamique des populations. Ajustement et interprétation des paramètres

J. L. CHASSÉ, J. M. LEGAY et A. PAVÉ

Laboratoire de Biométrie,
Université Claude Bernard Lyon I,
43, *Boulevard du* 11-*novembre*-1918
69621 *Villeurbanne, France*

Résumé

L'usage des moyens modernes de calcul permet l'ajustement aux données expérimentales du modèle intégro-différentiel de Volterra-Kostitzin. Après l'étude mathématique de ce modèle, des considérations numériques sur le modèle, ses cas particuliers et ses approximations sont abordés, ainsi que l'effet de faibles modifications des paramètres sur la forme de la courbe. La méthode d'ajustement proposée est une méthode itérative consistant à minimiser une fonction des moindres carrés. Son utilisation nécessitant des estimations initiales des paramètres, deux méthodes simples d'obtention de ces estimations sont décrites : l'estimation directe sur la courbe et l'estimation sur la dérivée par la méthode des moindres carrés.

L'utilisation de ce modèle en Biologie est illustrée par trois exemples :

— évolution d'une population de *Paramecium caudatum*,
— croissance des follicules ovariens chez *Bombyx mori*,
— évolution du tRNA dans les glandes séricigènes de *Bombyx mori*.

Pour chaque exemple, l'intérêt du modèle est discuté. Outre la diversité des domaines d'application de ce modèle, on peut constater sa qualité descriptive et sa qualité d'outil au niveau de l'interprétation des données.

I. — Introduction

La construction de modèles mathématiques en dynamique des populations a, depuis longtemps, fait l'objet de nombreux travaux (comme le montre la revue de J. D. Lebreton (1973)). Nous nous proposons d'étudier et de donner des applications d'un modèle établi par Volterra :

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp^2 - cp \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma \qquad (1)$$

p représente la taille de la population
t le temps ; a, b, c sont des constantes positives .

Ce modèle dérive de celui de Malthus (1798) $\frac{dp}{dt} = ap$, d'abord enrichi par Verhulst (1838), dans l'hypothèse d'une population fermée, par l'introduction d'un terme

limitatif de la croissance — bp^2 ; puis par Volterra par un terme intégral qui rend compte de « l'intoxication » du milieu par les individus de la population.

Les solutions de l'équation intégro-différentielle (1) ne peuvent être exprimées que sous forme paramétrique, ce qui rend son emploi malaisé et explique pourquoi l'utilisation de ce modèle a été si peu fréquente. L'usage des moyens modernes de calcul permet son ajustement à des données expérimentales ; nous exposerons précisément ici la technique que nous avons mise en œuvre avec succès dans plusieurs situations.

Par « population » on peut entendre un ensemble d'individus (comme en dynamique des populations) et ceux-ci peuvent être définis au niveau des organismes, des cellules, des molécules... ; la taille de la population peut s'exprimer en nombre d'individus, en dimensions, en activité spécifique, etc... De même, il faut concevoir le terme « intoxication » dans un sens large, c'est-à-dire un terme cumulatif résultant de l'évolution de la population elle-même ; ainsi, il pourra signifier, par exemple, modification du milieu, interaction cellulaire ou même dégradation de molécules.

II. — Etude du modèle

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp^2 - cp \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma \,.$$

Nous rappellerons les principaux résultats concernant cette équation différentielle et indiquerons les approximations qui peuvent être faites.

1. — *Intégration de l'équation* (1)

Posons

$$q = \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma$$

(1) s'écrit alors :

$$q''(t) = aq'(t) - bq'^2(t) - cq'(t)\, q(t)$$

Nous devons chercher les solutions qui vérifient :

$$q(0) = 0 \qquad q'(0) = p(0) = p_0 \,.$$

On ne sait pas, malheureusement, expliciter les solutions de $q' = \omega(q)$, aussi est-on amené à fournir la solution sous forme paramétrique :

$$\begin{cases} p = \omega(q) = \dfrac{a}{b} + \dfrac{c}{b^2} - \dfrac{cq}{b} - \left(\dfrac{a}{b} + \dfrac{c}{b^2} - p_0\right) e^{-bq} & (2) \\ t = \displaystyle\int_0^q \frac{ds}{\omega(s)} & (3) \end{cases}$$

Si $p_0 < \frac{a}{b}$, p passe par un maximum :

$$p_m = \frac{a}{b} - \frac{c}{b^2} \operatorname{Log} \frac{ab + c - p_0 b^2}{c}$$

pour

$$q_m = \frac{1}{b} \operatorname{Log} \frac{ab + c - p_0 b^2}{c}.$$

Dans l'intervalle $[0, q_1]$ qui correspond à des valeurs positives ou nulles de p, les variations sont les suivantes :

q	0	q_m	q_1
t	0 ↗	t_m ↗	$+\infty$
P	p_0 ↗	p_m ↘	0

La détermination des points d'inflexion est intéressante pour la description du phénomène. Leur abscisse est solution de :

$$\frac{dt}{dq} \frac{d^2 p}{dq^2} - \frac{dp}{dq} \frac{d^2 t}{dq^2} = 0$$

c'est-à-dire

$$\omega(q)\, \omega''(q) + \omega'^2(q) = 0 \qquad (4)$$

(4) peut être résolue par une méthode numérique.

Si $p_0 > \frac{a}{b}$ il n'y a pas de maximum, p(t) est négatif et comme dans le cas précédent la population disparaît.

2. — *Cas particuliers de l'équation* (1)

Si un ou plusieurs paramètres du modèle (1) sont nuls, on obtient évidemment les « sous-modèles » suivants :

$b = c = 0$ (1) s'écrit $\frac{dp}{dt} = ap$ c'est la loi de Malthus

$c = 0$ (1) s'écrit $\frac{dp}{dt} = ap - bp^2$ c'est l'équation de Verhulst

mais aussi

$b = 0$ (1) s'écrit $\frac{dp}{dt} = ap - cp \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma$

Cette équation intégro-différentielle admet des solutions explicites :

$$p = \frac{4\,p_0}{c^2}\,\frac{(a^2 + 2\,cp_0)\,e^{\lambda t}}{(q_2 - q_1\,e^{\lambda t})^2} \tag{5}$$

avec

$$\lambda = \frac{c}{2}\,(q_2 - q_1)$$

q_2, q_1 étant racines de $p_0 + aq - \frac{c}{2}\,q^2 = 0$.

Ce cas particulier est intéressant car les variations de p en fonction du temps ont une allure semblable à celles obtenues à partir de (1), dans le cas où $p_0 < \frac{a}{b}$. En effet, l'étude de (5) montre l'existence :

— d'un maximum $t_m = \dfrac{-2}{c(q_2 - q_1)}\,\text{Log}\,\dfrac{-q_1}{q_2}$; $p_m = \dfrac{a^2}{2\,c} + p_0$ (6)

— de 2 points d'inflexion

$$t_{i_1} = \frac{2}{c(q_2 - q_1)}\,\text{Log}\left[\frac{-q_2}{q_1}\,(2 + \sqrt{3})\right] \; ; \; p_{i_1} = \frac{2}{3}\,p_m$$

$$t_{i_2} = \frac{2}{c(q_2 - q_1)}\,\text{Log}\left[\frac{-q_2}{q_1}\,(2 - \sqrt{3})\right] \; ; \; p_{i_2} = \frac{2}{3}\,p_m$$

Dans ce cas, il existe également un axe de symétrie, la droite d'équation $t = t_m$. Notons enfin que (5) peut être exprimé en fonction de p_m :

$$p = \frac{8\,p_0\,p_m\,e^{\lambda t}}{c(q_2 - q_1\,e^{\lambda t})^2} \tag{7}$$

3. — *Approximation de l'équation* (1)

Le fait que la solution de (1) s'exprime sous forme paramétrique et que (3) ne soit intégrable que numériquement limite l'utilisation de ce modèle ; d'où l'idée d'obtenir une forme explicite pour la solution, au prix d'approximations. Ces approximations vont porter soit sur les paramètres (par exemple on pourra supposer *b* négligeable (voir cas particuliers)), soit sur e^{-bq} qui sera approché par un développement limité.

- $\underline{e^{-bq} \simeq 1 - bq}$.

A partir de (2) il vient :

$$p = p_0 + (a - p_0\,b)\,q$$

soit

$$p' = (a - p_0\,b)\,p$$

c'est-à-dire

$$p = p_0\,e^{(a - p_0 b)t}\,.$$

On retrouve le modèle exponentiel.

• $e^{-bq} \simeq 1 - bq + \frac{b^2 q^2}{2}$.

A partir de (2) il vient :

$$p = \frac{p_0 (q_2 - q_1)^2 \, e^{B(q_2 - q_1)t}}{[q_2 - q_1 \, e^{B(q_2 - q_1)t}]^2} \tag{8}$$

avec

$$\begin{cases} B = \frac{1}{2}(ab + c - p_0 b^2) \\ q_1, q_2 \text{ racines de : } p_0 + (a - bp_0) q - \frac{1}{2}(ab + c - p_0 b^2) q^2 = 0 . \end{cases}$$

Les variations de (8) sont « semblables » à celles de (1) ; dans ce cas les coordonnées du maximum sont :

$$t_m = \frac{1}{B(q_2 - q_1)} \operatorname{Log} \frac{-q_2}{q_1}$$

$$p_m = p_0 + \frac{(a - bp_0)^2}{2(ab + c - b^2 p_0)}$$

Puisqu'on a supposé b petit pour approcher e^{-bq} par un développement limité, l'évolution de p est très proche de celle observée dans le cas où $b = 0$.

4. — *Approche de Kostitzin*

Kostitzin propose d'étudier le phénomène en 2 phases :

1re phase : $t \in [0, t_m]$
2e phase : $t \in [t_m, \infty[$

Dans la 1re phase p pourrait être approché par la loi logistique ayant comme limite p_m :

$$p = \frac{p_0 \, p_m}{p_0 + (p_m - p_0) \, e^{-at}} \qquad t < t_m .$$

Dans la 2e phase Kostitzin utilise le développement limité, à l'ordre 2, de $e^{-b(q - q_m)}$. Il vient :

$$p = \frac{p_m}{\operatorname{ch}^2 \left[\gamma \frac{c}{2} (t - t_m) \right]} \qquad \begin{array}{l} \text{pour } t > t_m \\ \text{avec } \gamma = \sqrt{\frac{2p_m}{c}} \end{array} \tag{9}$$

Notons que l'expression indiquée dans l'ouvrage de Kostitzin est incorrecte (le terme en γ est absent) ; l'estimation du paramètre c proposée ensuite est donc fausse. Remarquons que (9) est identique à (5) qui représente l'évolution de la population à partir de l'instant initial quand $b = 0$.

III. — Considérations numériques sur l'équation (1), ses cas particuliers et ses approximations

1. — *Intégration numérique*

Nous avons procédé à l'intégration numérique de l'équation (1) grâce au système MILADIE (A. Pavé et J. D. Lebreton (1973)) pour les valeurs suivantes des paramètres :

$$a = 0{,}5 \qquad b = 0{,}001 \qquad c = 0{,}000\,03 \qquad p_0 = 10\,.$$

Ainsi, la courbe 0 (fig. 1) exprime les variations de p en fonction de $t(t \in [0,30])$. Sur

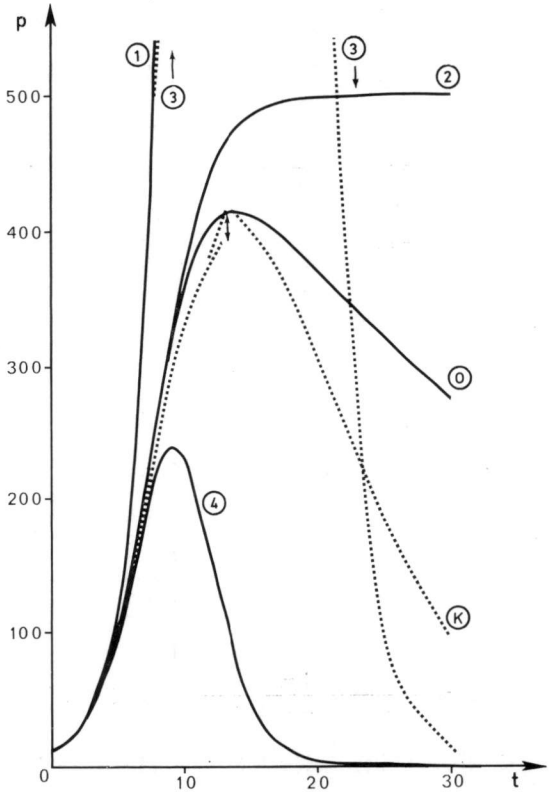


FIG. 1. — *Evolution de p en fonction de t*

— *Modèle de Volterra-Kostitzin* $a = 0{,}5 \quad b = 0{,}001 \quad c = 0{,}00003$ $p_0 = 10$ Courbe 0

— *Cas particuliers* : $b = c = 0$ Courbe 1
$c = 0$ Courbe 2
$b = 0$ Courbe 3

— *Approximations* : $e^{-bq} = 1 - bq$ Courbe 1
$e^{-bq} = 1 - bq + \frac{b^2 q^2}{2}$ Courbe 4

— *Approche de Kostitzin* Courbe K

le même graphique sont représentées les courbes correspondant aux cas particuliers du modèle (1) ou à ses approximations :

$b = c = 0$	courbe 1	$e^{-bq} \simeq 1 - bq$	courbe 1
$c = 0$	courbe 2	$e^{-bq} \simeq 1 - bq + \frac{b^2 q^2}{2}$	courbe 4
$b = 0$	courbe 3		

L'examen de la figure 1 nous montre que, bien sûr, seules les courbes 3, 4 et K ont même allure que la courbe 0, c'est-à-dire présentent un maximum. Cependant, pour les courbes 3 et 4, l'écart par rapport à la courbe 0 que l'on peut apprécier sommairement par la différence des maximum est très important. Ces courbes correspondent aux hypothèses $b = 0$ ou b très petit, le désaccord observé pourrait donc s'expliquer, en partie, par la valeur trop élevée de $b(b = 0{,}001)$. Il apparaît donc intéressant de faire varier ce paramètre et de calculer la valeur maximum de p pour les différentes courbes (a, c et p_0 demeurant constants). Les résultats sont les suivants :

b	0	3	4
10^{-3}	414	4 177	241
10^{-4}	2 061	4 177	1 568
10^{-5}	3 763	4 177	3 580
10^{-6}	4 131	4 177	4 108

L'examen de ce tableau montre que l'approximation 4 est la plus intéressante.

2. — *Influence d'une faible modification des paramètres*

La figure 2 montre l'influence d'une modification de $\pm$ 10 p. 100 de l'un des paramètres, ceci pour chacun des paramètres et pour la courbe initiale suivante :

$$p_0 = 10 \qquad a = 0{,}5 \qquad b = 10^{-3} \qquad c = 3.10^{-5}.$$

L'examen de ce graphe montre que la sensibilité des paramètres à une même modification relative croît suivant l'ordre c, b, a.

IV. — Ajustement au modèle de Volterra

Nous disposons de n couples de valeurs expérimentales (t_i, p_i), le problème est de trouver à partir de ces valeurs les estimations $\hat{a}, \hat{b}, \hat{c}$ des paramètres a, b, c (on suppose que l'estimation de p_0 ne présente pas de difficultés).

Nous allons distinguer 3 types d'approche. La 1re, empirique, consiste à effectuer des approximations des paramètres, « à la main » sur des portions de la courbe expérimentale. La 2e approche permet d'obtenir des estimations en utilisant une méthode des moindres carrés sur la courbe dérivée. Enfin, la 3e consiste à minimiser une fonction des moindres carrés sur les points expérimentaux par une procédure itérative. Cette dernière méthode est plus « précise » que les deux autres, elle en est

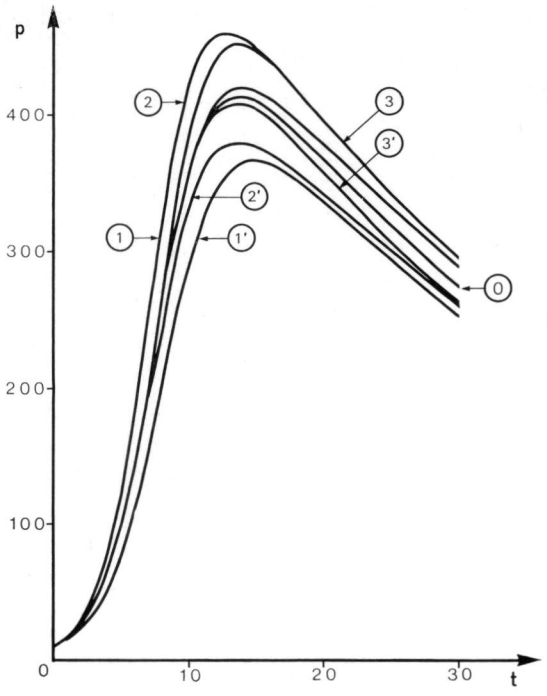


FIG. 2. — *Evolution de p en fonction de t. Influence d'une faible modification des paramètres :*

0 : courbe de référence $a = 0,5$ $b = 0,001$ $c = 0,0003$ $p_0 = 10$
1 : $a = 0,55$ 2 : $b = 0,0009$ 3 : $c = 0,000033$
1′ : $a = 0,45$ 2′ : $b = 0,0011$ 3′ : $c = 0,000027$

complémentaire dans la mesure où elle nécessite des estimations initiales des paramètres ; il est également à noter qu'elle est coûteuse en temps machine.

1. — *Estimation directe sur la courbe*

La pratique nous a amenés à distinguer deux cas, selon que b est petit ou non (on peut juger que b est petit si la courbe $p = f(t)$ est peu dissymétrique) :

- *b non petit.*

Dans ce cas, la courbe (0) est donc dissymétrique (fig. 1), alors :

— pour t très petit il y a accord avec l'exponentielle (1), ce qui permet une estimation de a.

— pour estimer b on suppose que le maximum observé pour (0) diffère peu de la limite de la loi logistique (2), c'est-à-dire :

$$p_m \simeq \frac{a}{b}.$$

En fait $\frac{a}{b}$ est sous-estimé mais comme, de fait, il y a aussi tendance à sous-estimer a, la valeur obtenue pour b n'est pas aberrante.

— c peut être obtenu à partir de la relation (9), comme le fait Kostitzin, en prenant une valeur de p pour $t > t_m$ (il y a intérêt à prendre une valeur de t pas trop éloignée de t_m).

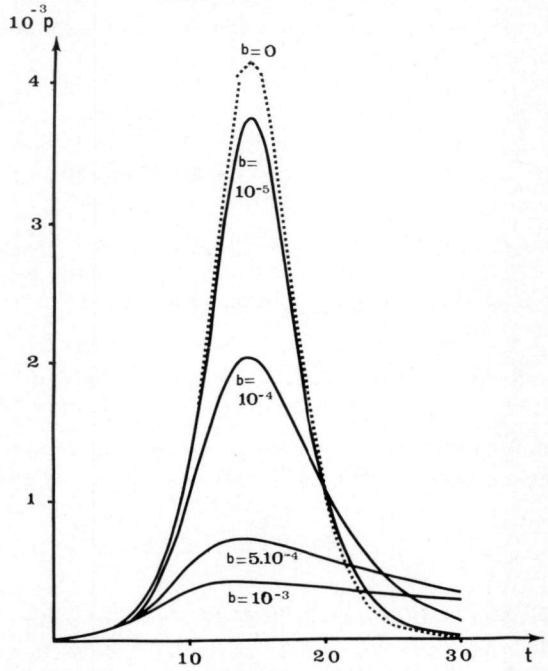


FIG. 3. — *Evolution de p en fonction de t pour différentes valeurs de b.*
$a = 0{,}5 \quad c = 0{,}00003 \quad p_0 = 10.$

• *b petit.*

Dans ce cas, la courbe (0) est peu dissymétrique (fig. 3), alors les paramètres peuvent être estimés ainsi :

— a comme précédemment,

— c comme précédemment ou à partir de la relation $p_m = p_0 + \frac{a^2}{2c}$

— b peut être estimé à partir de la relation :

$$p_m = p_0 + \frac{(a - bp_0)^2}{2(ab + c - b^2 p_0)}$$

mais comme b est très petit, il y a instabilité numérique. Nous proposons donc dans ce cas de choisir comme première estimation de b une valeur proche de 0 ; l'examen de la figure 3 suggère de choisir une valeur de l'ordre de 10^{-4} ou 10^{-5}.

Application.

Les estimations précédentes ont été mises en œuvre sur les 2 types de courbes (fig. 1 et 3), les points étant choisis par une personne ne connaissant pas les vraies valeurs des paramètres. Les résultats ont été les suivants :

$$\text{Figure 1 :} \quad \hat{a} = 0{,}473 \qquad \hat{b} = 0{,}001\,15 \qquad \hat{c} = 0{,}000\,015\,.$$

Seule l'estimation c s'éloigne de la vraie valeur (0,000 03) mais pas de façon « dramatique » si l'on a à l'esprit que ces estimations sont les valeurs initiales du calcul itératif qui sera mis en œuvre ultérieurement.

$$\text{Figure 3 :} \quad \hat{a} = 0{,}499 \qquad \hat{c} = 0{,}000\,030\,7 \left(p_m = \frac{a^2}{2c} + p_0\right)$$

$$\hat{c} = 0{,}000\,032 \text{ (Kostitzin).}$$

2. — *Estimation sur la dérivée par la méthode des moindres carrés*

Considérons l'équation (1) écrite sous la forme :

$$d = ap - bp^2 - cpq \qquad \text{avec } q = \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma\,. \tag{10}$$

Connaissant les valeurs observées de p, q et d il est possible de réaliser un ajustement, par la méthode des moindres carrés, sur la dérivée, en minimisant la fonction :

$$S(a, b, c) = \sum_{i=1}^{n} (\tilde{d}_i - d_i)^2$$

où d_i représente la valeur « observée » de la dérivée et $\tilde{d}_i$ la valeur calculée suivant (10) au point t_i. Ce calcul nécessite l'estimation des valeurs d_i de la dérivée et du terme intégral q_i en chaque point. d_i est obtenu en dérivant numériquement la courbe expérimentale par des fonctions splines d'ordre 3 (Laurent et Carasso, 1970), q_i est obtenu par intégration numérique par la méthode de Simpson, avec $q_0 = 0$.

S est minimisée par l'annulation des dérivées partielles par rapport aux paramètres (i. e. par annulation du gradient de S) :

$$\frac{\partial S}{\partial a} = 0\,; \qquad \frac{\partial S}{\partial b} = 0\,; \qquad \frac{\partial S}{\partial c} = 0\,.$$

Ainsi les estimations $\hat{a}, \hat{b}, \hat{c}$ sont solutions du système linéaire :

$$\begin{pmatrix} \sum p_i^2 & -\sum p_i^3 & -\sum p_i^2 q_i \\ -\sum p_i^3 & \sum p_i^4 & \sum p_i^3 q_i \\ -\sum p_i^2 q_i & \sum p_i^3 q_i & \sum p_i^2 q_i^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \hat{a} \\ \hat{b} \\ \hat{c} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum d_i p_i \\ -\sum d_i p_i^2 \\ -\sum d_i p_i q_i \end{pmatrix}.$$

Les valeurs obtenues sont satisfaisantes dans le cas de faibles erreurs expérimentales, sinon l'instabilité numérique de la dérivation peut conduire à des valeurs aberrantes (par exemple des valeurs fortement négatives des paramètres). Néanmoins, il faut signaler que cette approche peut être utilisée pour toute équation différentielle (ou

intégro-différentielle, ou système différentiel) qui dépend linéairement des paramètres (soulignons que de tels systèmes sont importants car ils recouvrent une grande partie des modèles déterministes de la cinétique chimique et de la dynamique des populations).

3. — *Estimation sur les points par une méthode des moindres carrés itérative*

A partir des estimations obtenues par l'une des deux méthodes précédentes, nous calculons, par intégration numérique, les $\hat{p}_i$ correspondant aux différents t_i. L'écart entre les résultats expérimentaux et le modèle est apprécié par la distance :

$$Q = \sum_{i=1}^{n} (p_i - \hat{p}_i)^2 .$$

Nous cherchons ensuite à minimiser la distance Q en modifiant légèrement les estimations des paramètres a, b, c. Plus précisément, nous fixons un pas de variation pour chaque paramètre, soit h_a, h_b, h_c. A chaque étape j du calcul, nous disposons donc, pour chaque paramètre, de 3 valeurs :

$$\begin{cases} a_j + h_a \\ a_j \\ a_j - h_a \end{cases} \quad \begin{cases} b_j + h_b \\ b_j \\ b_j - h_b \end{cases} \quad \begin{cases} c_j + h_c \\ c_j \\ c_j - h_c \end{cases}$$

et nous calculons pour chacune des 27 combinaisons de 3 paramètres la distance Q. Soit Q_j la plus petite de ces 27 distances :

— si $Q_j < Q_{j-1}$ alors le calcul se poursuit, en prenant comme valeurs a_{j+1}, b_{j+1}, c_{j+1} la combinaison à laquelle correspond Q_j.

— si $Q_j = Q_{j-1}$ alors le calcul est poursuivi en diminuant les pas de variation des paramètres.

Dans les deux cas, le calcul est terminé dès que la distance Q_j est inférieure ou égale à la distance Q_A calculée en supposant un écart moyen de 5 p. 100 sur chaque point expérimental, c'est-à-dire :

$$Q_A = \sum_{i=1}^{n} (0{,}05\ p_i)^2 .$$

Le choix de ce critère d'arrêt, outre la réduction du temps de calcul, est fondé sur le fait que nous n'estimons pas nécessaire de trop « raffiner » l'ajustement car, d'une part les valeurs expérimentales (t_i, p_i) sont entachées d'erreurs et d'autre part la méthode d'exploration de la surface $Q = f(a, b, c)$ utilisée ne permet probablement d'obtenir qu'un minimum local.

V. — Utilisation du modèle en biologie

Nous avons confronté le modèle de Volterra à trois situations expérimentales relevant de la dynamique de population, de la croissance d'organes et de la synthèse d'acides nucléiques.

1. — *Evolution d'une population de Paramecium caudatum*

La courbe d'évolution d'une population de paramécies (fig. 4) (Gause, 1934), présente une allure assez fréquemment rencontrée dans ce type d'observations. Généralement, les auteurs décrivent ce type de courbes par le modèle logistique, faisant *implicitement* l'hypothèse que l'existence d'un maximum est due à des fluctuations aléatoires, ce maximum ferait partie de la suite des valeurs asymptotiques fournies par le modèle. A cette hypothèse implicite nous opposons *explicitement* la suivante : il existe 2 phases dans l'évolution de la population et nous proposons comme modèle de la 1re phase, que l'on pourrait appeler phase de croissance, le modèle de Volterra. La 2e phase, dite d'équilibre, commencerait seulement *après* le maximum atteint vers la fin de la 1re phase ; ce maximum dépasserait systématiquement le point d'équilibre, si bien que la 2e phase représenterait alors un réajustement logistique.

Dans l'exemple choisi, la 1re phase se déroulerait de 0 à 3 jours. L'estimation des paramètres conduit aux valeurs suivantes $\hat{a} = 2{,}0295$; $\hat{b} = 0{,}00542$; $\hat{c} = 0{,}01252$. Nous avons représenté sur la même figure le modèle logistique ayant même vitesse de croissance initiale ($a = 0{,}295$) et tendant vers une valeur d'équilibre choisie comme égale à 105 (ce qui conduit à $b = 0{,}019\,3$).

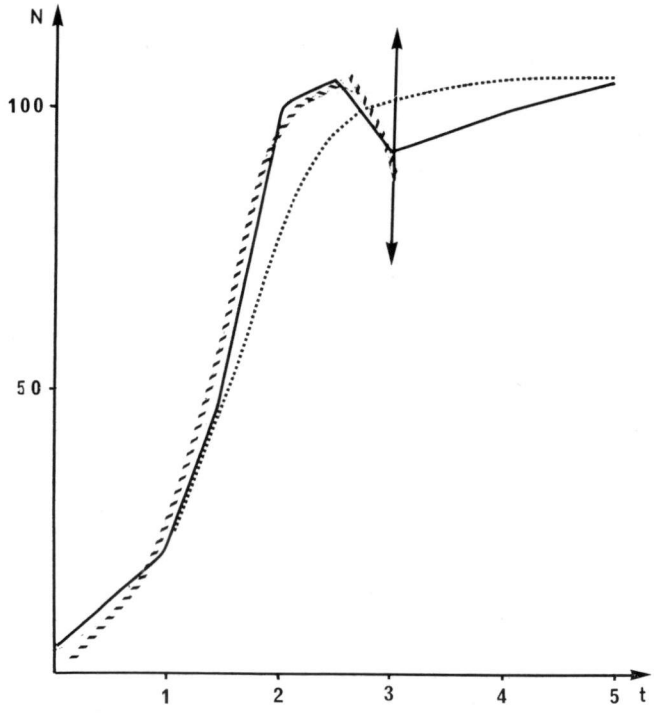


FIG. 4. — *Nombre de paramécies/0,5 cm³ (N) en fonction du temps (en jour).*

——— Données expérimentales

— — — Modèle de Volterra ; $\hat{a} = 2{,}0295$; $\hat{b} = 0{,}00542$; $\hat{c} = 0{,}01252$

- - - - - - Modèle logistique : $\hat{a} = 2{,}0295$; $\hat{b} = 0{,}0193$.

Ainsi, la discussion des divers modèles de la même famille (équation (1)) nous permet de proposer une interprétation nouvelle en dynamique de populations d'organismes.

2. — *Croissance des follicules ovariens chez Bombyx mori*

Dans une étude sur la croissance séquentielle de l'ovocyte de Ver à soie pendant le stade nymphal, Legay (1974) a mesuré la longueur et la largeur des ovocytes. De l'ensemble des données, nous avons extrait les résultats concernant un follicule (fig. 5). Ce graphique illustre une des conclusions de Legay : « la croissance individuelle en fonction du temps ne peut être assimilée à une loi logistique. Par contre, le modèle de Volterra appliqué, comme l'avait proposé Kostitzin, à la croissance embryonnaire décrit parfaitement les données expérimentales. » L'aspect descriptif du modèle est le suivant :

— le 1er terme décrit une croissance malthusienne au début du développement embryonnaire.

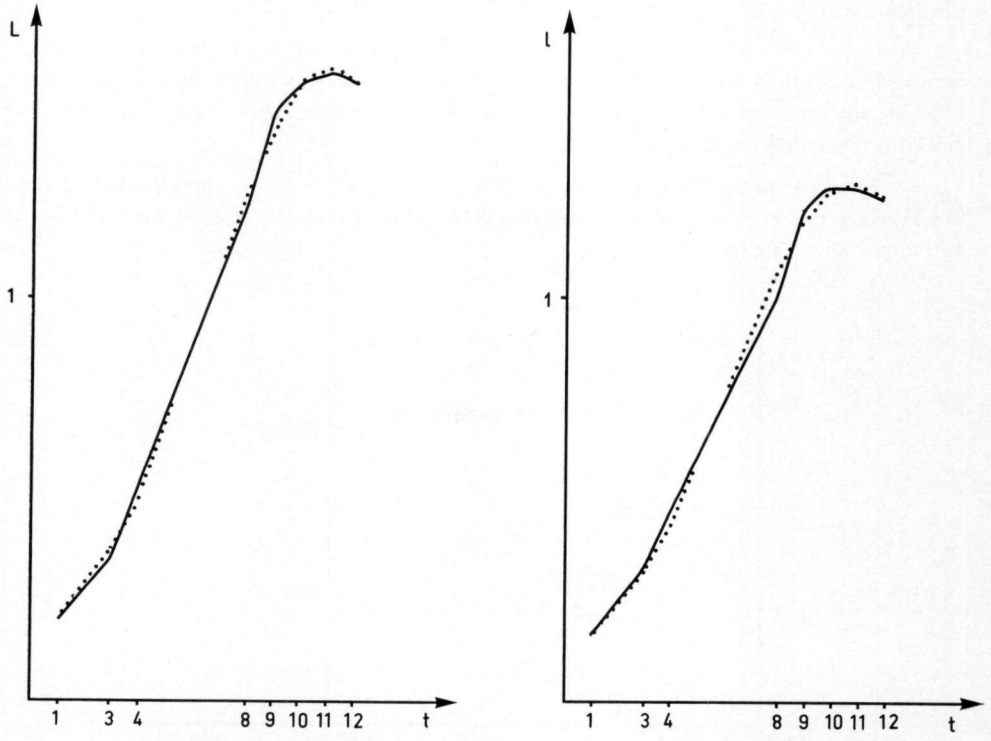


FIG. 5. — *Croissance d'un follicule de rang* 10, *en fonction du temps (en jour).*

——— Données expérimentales

- - - - - - Modèle de Volterra : pour la longueur (L en mm) :
$\hat{a} = 0{,}343$; $\hat{b} = 0{,}0525$; $\hat{c} = 0{,}0291$
pour la largeur (l en mm) :
$\hat{a} = 0{,}353$; $\hat{b} = 0{,}0750$; $\hat{c} = 0{,}0354$.

— le 2e terme (— bp^2) peut rendre compte d'une certaine concurrence entre follicules au cours de la croissance aussi bien au niveau nutritionnel qu'au niveau purement mécanique (augmentation de la pression avec la croissance).

— le terme intégral, lui aussi limitatif, serait lié à l'accumulation de produits métaboliques défavorables soit au niveau de l'organisme maternel, soit au niveau du follicule, ou des deux.

Ajoutons que cet exemple, outre la qualité descriptive, illustre parfaitement la qualité d'outil du modèle (Legay (1973)). En effet, il a permis d'expliquer certains résultats concernant la croissance séquentielle et de rendre compte de certaines irrégularités observées lors de travaux précédents.

3. — *Etude de l'évolution du tRNA chez Bombyx mori*

Fournier (1974) a étudié l'évolution de différents tRNA dans les glandes sérigènes du Ver à soie en fonction de l'âge. La figure 6 illustre les résultats obtenus pour le tRNA total, des figures analogues sont obtenues pour les tRNA correspondant aux principaux acides aminés étudiés.

Fournier a confronté ses données avec le modèle de Volterra et la figure 6 nous montre la qualité descriptive de ce modèle (des ajustements satisfaisants ont également été obtenus pour les tRNA particuliers). Le rôle d'outil du modèle est ici dans l'interprétation des différents paramètres.

— Le paramètre a, qui correspond à la croissance exponentielle des tRNA apparaît comme commun à l'ensemble des tRNA, il serait, selon l'auteur, lié à la vitesse de transcription de la polymérase.

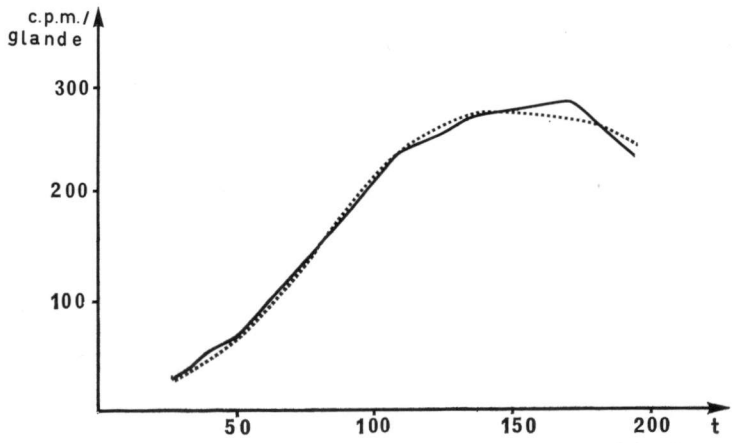


FIG. 6. — *Evolution du tRNA total (en coups/minute/glande) dans les glandes sérigènes du Ver à soie, en fonction du temps (en heure).*

——— Données expérimentales

- - - - - - Modèle de Volterra $\hat{a} = 0{,}411$ $\hat{b} = 0{,}001155$ $\hat{c} = 0{,}000049$.

— Le paramètre b qui exprime une diminution du taux de synthèse, varie selon les tRNA. Ce simple constat permet d'éliminer un des deux types d'hypothèses pouvant expliquer cette diminution, et ainsi de réduire le champ d'investigation.

— Le paramètre c exprime une activité de dégradation à effet cumulatif, puisqu'il est lié au terme intégral. Le fait qu'on ne connaisse qu'une ribonucléase chez le Ver à soie et que le paramètre c varie très largement selon les tRNA conduit à admettre que l'attaque par la ribonucléase, des différents tRNA, est modulée par d'autres facteurs.

V. — Conclusions

La méthode d'ajustement au modèle intégro-différentiel de Volterra que nous venons de proposer revêt un caractère empirique et elle doit être susceptible d'amélioration. Pour l'instant nous pensons que sa qualité est de permettre l'utilisation (dans le cas où des approximations ne sont pas possibles), grâce aux moyens de calcul dont nous disposons, d'un modèle dont Kostitzin a montré, il y a déjà longtemps, l'intérêt théorique mais dont l'usage avait été arrêté pour des raisons techniques. En outre, la très bonne qualité des ajustements obtenus suggère une conclusion importante ; à savoir que l'accroissement d'une population n'est pas seulement une fonction simple du temps, indépendante de tout autre facteur. Le fait que cette population puisse atteindre un maximum supérieur au point d'équilibre qui ne sera acquis qu'ultérieurement (et éventuellement peut ne pas l'être) démontre la complexité des interactions dont la courbe de croissance n'est qu'un bilan.

Les 3 exemples que nous avons donnés montrent la diversité des domaines d'utilisation de ce modèle. Ils permettent de constater sa qualité descriptive et sa qualité d'outil au niveau de l'interprétation des données.

Nous pensons qu'un certain nombre de résultats expérimentaux décrits ou interprétés à l'aide du modèle logistique mériteraient d'être repris en utilisant le modèle de Volterra, et pourraient conduire à une meilleure connaissance des phases de croissance en dynamique des populations.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Volterra-Kostitzin model. Fitting and interpretation of parameters. Biological examples.

1. — *Introduction*

Mathematical modelling in population dynamics has been for a long time an important field of investigation. We examine the Volterra-Kostitzin model (1) which derives from the Malthus and Verhulst models by adding an integral term interpreted as a degradation factor :

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp^2 - cp \int_0^t p(\gamma)\, d\gamma.$$

The analytical solutions of the integro-differential equation (1) are parametrical, so their use is not easy, particularly for model fitting to experimental data. We propose numerical procedures to solve this problem, using a computer.

Further, the term « population » can be understood as a set of organisms, cells, molecules, etc., hence its application is varied.

2. — *Analytical study*

A parametrical solution has been previously proposed ((2) and (3)) by Volterra and Kostitzin.

Some particular cases are studied with one or two parameters of (1) null, so explicit solutions are known :

(i) $b = c = 0$: exponential (Malthus law)
(ii) $c = 0$: logistic (Verhulst law)
(iii) $b = 0$: in this case the shape of the curve looks like that of (1) and $t = t_m$ is an axis of symmetry.

Explicit solutions are also obtained when a limited Mac Laurin series is used as an approximation or the exponential term of (1).

The two step approach of Kostitzin gives two distinct analytical solutions, the first one is logistic ($t < t_m$), the second is a solution of the decreasing part of the curve.

3. — *Numerical study*

Using a numerical procedure for integration of model (1), a numerical study is possible. Figure 1 summarizes results obtained. One can note the spread between real values and the approximations proposed. Also, we show how a family of curves can be generated from small parameter variations (fig. 2).

4. — *Model fitting*

From experimental data we propose estimates of parameters a, b, c, using three procedures :

The first one consists of obtaining estimates from partitioning of the curve.

The second consists of a least squares method on the derivative. So the problem is to have a good procedure for numerical derivation of the experimental data.

The third is also a least squares method but iterative, directly on the data. It requires initial estimates ; one of the two previous methods can be used for this.

This method gives good estimates, in the sense that the calculated points are near the experimental ones, but cannot estimate parameter precision (i. e. estimation of the covariance matrix of parameters).

5. — *Biological examples*

The Volterra-Kostitzin model has been applied on experimental data :

(i) In population dynamics : population growth of *Paramecium caudatum* (fig. 4). Using the model it is possible to assume the occurrence of two successive phases in the evolution of this population. The first one can be considered as a solution of Volterra-Kostitzin model (the size of the population at first exceeds the equilibrium state and then decreases), second, a logistic phase, can be considered as a slow evolution toward the equilibrium state. This phenomenon could be seen as a simple autocorrective process.

(ii) In organismic growth : growth of ovarian follicules of *Bombyx mori* (fig. 5). The sequential growth of ovarian follicules can be described using the model in the same way as in the studies of Kostitzin on embryological development. Besides the descriptive interest, the model permits us to explain certain results of sequential growths and particularly irregularities observed in previous studies.

(iii) Evolution of molecular species (molecular biology) : the evolution of tRNA in the silk gland of *Bombyx mori* (fig. 6). Evolution of tRNA in the last instar of the development of the silk-worm can

also be described using the Volterra-Kostitzin model. In this case the significance of the parameters can be related to molecular mechanisms and allows us to reduce experimental fields of investigation.

6. — *Conclusion*

The interest of this model is illustrated by biological examples as a descriptive tool and as an inference tool. In spite of the imperfect model fitting, it gives better estimates than the Kostitzin empirical method. We think previous studies could be reexamined using this model.

Références bibliographiques

FOURNIER, A., 1974. Contribution à l'étude de l'adaptation fonctionnelle quantitative des tRNA à la biosynthèse protéique. Thèse 3e cycle, Lyon.

GAUSE, G. F., 1934. Untersuchungen über den Kampf ums Dasein bei Protisten. *Biol. Zentralbl.*, **51**, 536.

KOSTITZIN, V. A., 1937. Biologie mathématique. A. Colin. Paris.

LAURENT, P. J., CARASSO, C. 1970. Approximation : obtention de la dérivée d'une fonction donnée par points. Procédures Algol en analyse numérique. Ed. CNRS, p. 300-301.

LEBRETON, J. D., 1973. Introduction aux modèles mathématiques de la dynamique des populations. *Informatique et Biosphère*. Paris.

LEGAY, J. M., 1973. La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. *Informatique et Biosphère*. Paris.

LEGAY, J. M., 1974. Sur la croissance séquentielle de l'ovocyte dans le tube ovarique du *Bombyx mori* pendant le stade nymphal. *Ann. Embr. morph.*, **7**, 3, 277-282.

PAVÉ, A., LEBRETON, J. D., 1973. Miladie : un minilangage pour le traitement numérique d'équations différentielles et de récurrence. R.A.I.R.O., B-2, 73-79.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 443-456.

La production de Cicadelles saines et infectieuses pour les épreuves d'infectivité chez les jaunisses à mollicutes des végétaux. L'élevage de *Euscelidius variegatus* KBM et la ponte sur mousse de polyuréthane

A. CAUDWELL et J. LARRUE

Station de Physiopathologie végétale,
Centre de Recherches de Dijon, I.N.R.A.,
BV. 1540 ; 21034 *Dijon Cedex France*

Résumé

L'utilisation régulière de l'épreuve d'infectivité par l'injection de Cicadelles nécessite une production abondante de jeunes Cicadelles saines et de Cicadelles infectieuses.

Il est important que les élevages soient exempts de parasites des plantes hôtes et de prédateurs des Cicadelles. Il faut aussi que les insectes soient sériés par tranches d'âge.

On débarrasse assez bien les élevages des parasites des plantes hôtes en alternant celles-ci. Selon nos expériences concernant la Cicadelle *Euscelidius variegatus* les meilleurs hôtes végétaux sont *Zea maïs* et *Vicia faba* que l'on peut alterner si c'est nécessaire.

Pour sérier les Cicadelles par tranches d'âge, il est nécessaire de relancer les élevages en utilisant soit les larves de 5^{e} stade (séries L5), soit les pontes sur mousse de polyuréthane. Ces 2 techniques débarrassent les élevages des prédateurs de Cicadelles.

On démontre que le meilleur rythme de relance des élevages serait la relance toutes les 2 semaines. Ceci permet de prélever les jeunes adultes sains pendant 2 semaines, puis d'utiliser éventuellement les cages à la production de cicadelles infectieuses.

On propose une technique de brassage génétique pour éviter la consanguinité.

La découverte d'organismes ressemblant à des Mollicutes (Doi *et al.* 1967) dans les cellules des plantes atteintes de jaunisses n'a amené aucune technique dans l'étude de ces maladies, hormis précisément l'observation de ces organismes en coupes ultrafines. Le rôle de ceux-ci dans l'étiologie n'a pu être éclairci, et la seule technique de pathologie reste l'épreuve d'infectivité par l'injection du vecteur. Dans l'état actuel de nos connaissances, il paraît indispensable de mettre au point un milieu de survie ou de culture de l'agent pathogène, permettant de l'isoler, de le purifier, de le concentrer et pour finir de le détecter par une méthode visuelle, sérologique ou autre.

Notre laboratoire s'est attaché à ce problème en utilisant essentiellement comme matériel d'étude une maladie de ce type, la flavescence dorée de la Vigne. Nous renvoyons le lecteur aux articles qui ont relaté la transmission de la flavescence dorée à la fève (*Vicia faba*) (Caudwell *et al.* 1970), puis la recherche d'espèces de Cicadelles

capables d'effectuer les passages de fève à fève (Caudwell *et al.*, 1972), et enfin la mise au point de l'épreuve d'infectivité (Caudwell *et al.*, 1973).

On peut schématiser ainsi la marche d'une expérience destinée à éprouver un milieu de survie ou de culture :

60 Cicadelles infectieuses sont broyées dans 10 ml du milieu étudié. L'extrait est purifié et filtré, puis il est mis en incubation. L'infectivité est éprouvée au bout d'1 heure, de 17 heures et de 41 heures par l'inoculation de lots de 40 Cicadelles saines jeunes adultes. Après le temps d'incubation nécessaire pour que ces insectes deviennent infectieux, ils sont répartis sur des jeunes fèves saines.

Une semaine plus tard, les Cicadelles sont tuées et les plantes sont amenées en serre en conditions favorables à l'expression des symptômes.

Les résultats obtenus en proportions de plantes malades (chacune ayant reçu, selon les cas, 2 ou 3 Cicadelles) sont exprimés en proportions de Cicadelles infectieuses et ensuite en nombre d'unités infectieuses par ml. La marche de ces calculs et une abaque permettant ces transformations sont publiées par ailleurs (Caudwell, 1977).

La mise en route hebdomadaire de 6 à 9 essais de ce type nécessite :

360 ($= 60 \times 6$) à 540 ($= 60 \times 9$) Cicadelles infectieuses
et 240 ($= 40 \times 6$) à 360 ($= 40 \times 9$) Cicadelles saines jeunes adultes.

On conçoit que la moindre négligence dans la production des Cicadelles arrête le travail du laboratoire pour une longue période.

La technique d'élevage que nous avons mise au point pour assurer cette production régulière a intéressé plusieurs laboratoires étrangers qui ont sollicité une visite ou une description de la méthode. C'est cette description que nous proposons de donner ici.

La Cicadelle *Euscelidius variegatus* KBM Homoptères Jassidés a l'avantage de produire en salle d'élevage un nombre indéfini de générations annuelles et de ne pas présenter de diapause.

Dans un 1er temps, l'élevage a été mené classiquement sur le blé dans une cage unique où se retrouvaient simultanément tous les stades du développement de l'insecte (Ricou, 1960 ; Moreau, 1963).

Cette méthode présentait plusieurs inconvénients :

— Développement rapide des ennemis du blé : oïdium, pucerons, trips, limaces.
— Développement des prédateurs des Cicadelles (araignées).
— Difficulté de prélever les Cicadelles à un stade déterminé, au milieu du mélange des stades.

Il était indispensable de remédier, sans l'apport d'aucun pesticide, à ces divers inconvénients.

Le problème des parasites des hôtes végétaux

On peut penser que la méthode la plus simple permettant de débarrasser les plantes hôtes de leurs parasites consiste à rompre le cycle de ces derniers par une alternance des espèces de plantes hôtes.

Nous avons donc recherché les espèces végétales permettant la vie et la reproduction de l'insecte.

De bons élevages peuvent être obtenus sur le blé, l'orge et l'avoine. Mais toutes ces espèces, même les variétés les plus résistantes à l'oïdium, ne tardaient pas à être décimées par le champignon.

Le ray-grass anglais, le ray-grass d'Italie, le dactyle et le trèfle blanc jaunissaient et ne se développaient pas assez rapidement pour alimenter l'élevage d'insectes.

Le plantain (*Plantago major*) ne semble pas permettre la ponte de l'insecte. Il est, lui aussi, rapidement envahi par un oïdium.

D'autres espèces, comme le seigle, le solidage, la betterave, le cardon, le chou chinois, le lupin, le pois, etc... ont été essayés sans plus de succès.

Au terme de ces essais, nous avons pu montrer que les meilleurs hôtes végétaux assurant la vie et la reproduction d'*E. variegatus* ont été le maïs (*Zea mays*) et la fève (*Vicia faba*). Notons que la fève avait déjà été utilisée par Muller (1961) et Valenta *et al.* (1961) pour l'élevage d'une espèce voisine, *Euscelis plebejus* Fall.

Ces 2 espèces, la fève et le maïs ont une croissance rapide et vigoureuse, non affectée par les oïdium. Elles sont suffisamment éloignées botaniquement pour assurer, par leur alternance, la rupture du cycle de leurs parasites.

Le maïs dont la longévité est la plus grande a été choisi pour porter l'élevage proprement dit et la ponte.

La fève sert d'hôte alternatif lorsque c'est nécessaire.

La nécessité de « sérier » les Cicadelles par tranches d'âge

La nécessité de sérier les Cicadelles par tranches d'âge se fait sentir à 3 niveaux :

1. Les Cicadelles à injecter doivent être de *jeunes adultes* :

jeunes afin d'avoir devant elles une longue période permettant d'accomplir l'incubation (3 semaines) puis l'inoculation d'une plante test (1 semaine) ; *adultes* afin de ne pas être fragiles pendant la délicate opération de l'injection.

2. Les Cicadelles qui sont broyées pour constituer les extraits doivent être infectieuses dans une proportion à peu près constante. Il est donc indispensable de leur donner les plantes malades en nourriture à un stade déterminé.

3. Enfin, il est intéressant de relancer les cages d'élevage avec des insectes de même âge dont on pourra déterminer avec précision les périodes de ponte.

Pour parvenir à « sérier » les Cicadelles par tranches d'âge, nous avons prévu 2 méthodes qui présentent chacune leur intérêt :

— les « séries » de larves du 5^{e} stade ou « Séries L5 »,
— les pontes sur mousses de polyuréthane.

Les séries de larves du 5^{e} stade ou « Séries L5 »

L'âge des Cicadelles est difficilement perceptible chez les insectes adultes. Par contre il est déterminé avec précision aux stades larvaires.

Chaque stade larvaire est en effet bien repérable, et dure en moyenne 1 semaine dans les conditions de la salle d'élevage.

Si on prélève les Cicadelles au 5e stade larvaire (L5) elles auront toutes le même âge à ± 3 jours près. D'autre part tous les adultes qui apparaîtront parmi elles la semaine suivante seront de très jeunes adultes.

On a appelé « Séries » ou « Séries L5 » ces prélèvements de L5 destinés à sérier les Cicadelles par tranche d'âge.

Une « série » est constituée de 40 Cicadelles saines au 5e stade larvaire qui sont ainsi enlevées à leur plante hôte natale, le maïs, pour être placées sur une fève dans une petite cagette. Le nombre 40 correspond au nombre de Cicadelles que l'on injecte dans une épreuve.

Les séries peuvent avoir 2 destinations :

1) Six à 9 séries par semaine, soit 240 à 360 Cicadelles peuvent être destinées, comme jeunes adultes sains, à recevoir les injections dans les 6 à 9 épreuves d'infectivité hebdomadaires.

2) D'autres séries de L5 peuvent être utilisées à relancer les cages d'élevage de façon étagée (voir plus loin).

Le prélèvement des séries de larves de 5e stade peut être remplacé par des prélèvements d'adultes jeunes dans les élevages, lorsque ceux-ci sont relancés à un rythme suffisamment rapide (hebdomadaire ou bimensuel) avec des Cicadelles de même âge (fig. 6).

Les pontes sur mousse de polyuréthane

Les œufs de Cicadelles se trouvent normalement insérés dans les tissus des feuilles de blé ou de maïs de la cage mère. Ces œufs ne constituent pas une bonne tranche d'âge, car, ils sont eux-mêmes d'âge différent et les éclosions s'étalent sur une longue période. Il est possible cependant de parvenir à sérier convenablement les tranches d'âges avec les œufs, en laissant ceux-ci peu de temps dans la cage fille.

Mais l'utilisation des œufs pondus sur les plantes hôtes comporte 3 graves inconvénients. On est amené à transférer les plantes porteuses d'œufs de cage mère à cage fille, puis à sortir ces plantes pour que les éclosions ne se prolongent pas ; ceci constitue des servitudes laborieuses souvent renouvelées. En outre, cette opération assure malencontreusement une transmission parfaite de cage en cage, des parasites des plantes et des prédateurs des Cicadelles. Enfin, elle comporte des risques importants d'envol de Cicadelles hors des cages.

L'utilisation des œufs a été rendue possible et sans risques, lorsque nous avons découvert l'existence d'une *ponte sur mousse de polyuréthane*.

Les « séries » prélevées en vue des épreuves d'infectivité restent souvent sur la fève, dans la cagette, pendant 2 semaines, temps nécessaire pour que toutes les larves de 5e stade deviennent adultes.

Nous avons remarqué que les œufs de ces adultes sont en général pondus, non sur les feuilles de la fève, mais dans les mailles d'une plaque de mousse de polyuréthane que l'on place à la surface de la terre du pot.

C'est vers 1966 que nous avons mis au point cette technique de la plaque de mousse en surface du pot (fig. 1). Elle présente l'avantage d'isoler les Cicadelles de la terre, et donc de les tenir propres. C'est important pour l'aseptie des injections dans les épreu-

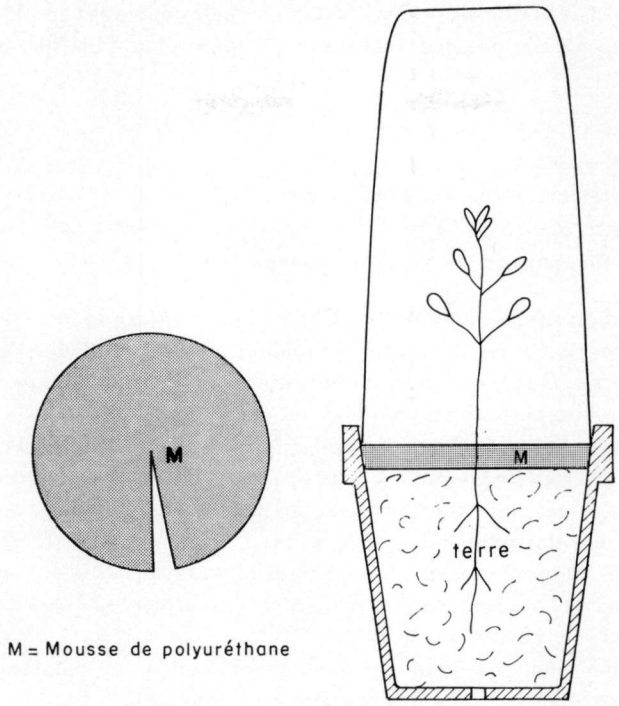


FIG. 1.

ves d'infectivité. Le second avantage de cette mousse est le repérage immédiat de toutes les Cicadelles contenues dans la cagette. Une des grosses difficultés des manipulations des Cicadelles réside en effet dans l'aptitude de ces insectes à se camoufler à la surface de la terre du pot. La mousse leur enlève cette possibilité et les met en évidence grises sur fond clair.

En 3e lieu donc cette mousse reçoit la presque totalité des œufs pondus dans la cagette. Ces œufs sur mousse ont l'avantage d'être d'âge voisin et ils peuvent être utilisés à relancer les nouvelles cages. Quelques précautions sont à prendre en ce qui concerne les conditions d'humidité et de température favorables à leur conservation, ou à leur mise en éclosion.

Les techniques des « Séries de larves du 5e stade » et de la « ponte sur mousse » utilisées pour la relance des élevages facilitent la mise en place de l'alternance des hôtes végétaux que nous avons prévue pour éliminer les parasites des plantes. Les modalités seront examinées à propos de la planification des élevages. Elles permettent aussi l'élimination des animaux prédateurs des Cicadelles.

L'élimination des prédateurs des Cicadelles

Les techniques des Séries de L5 et de ponte sur mousse apportent une solution au délicat problème de l'élimination des prédateurs des Cicadelles, sans avoir recours aux traitements chimiques.

Si nous choisissons de relancer périodiquement les élevages en utilisant des Séries de L5, chaque Cicadelle passera, entre la cage mère et la cage fille par 5 récipients successifs :

— la cage d'élevage garnie de vieux maïs,
— le 1er aspirateur,
— la cagette renfermant la fève (série de L5),
— le 2e aspirateur,
— la nouvelle cage garnie de maïs jeunes.

Par précaution supplémentaire, les Cicadelles sont chaque fois attrapées à l'aspirateur sur les parois vitrées et non sur les feuilles, afin de contrôler l'absence d'organismes étrangers. Cette méthode d'alternance cage et cagette permet d'éliminer pratiquement tous les prédateurs possibles.

Il peut arriver cependant que l'on ait affaire à un parasite de l'insecte, lié à lui intérieurement ou extérieurement. On peut espérer alors que les œufs ne sont pas parasités. Dans ce cas, la technique de relance des cages par les pontes sur mousse paraît donner une garantie totale. On ne peut imaginer en effet de meilleur hôte alternatif que le support inerte que constitue la mousse. L'utilisation de la mousse comme hôte alternatif ne remplace d'ailleurs pas l'alternance Fève-Maïs, mais s'ajoute à elle, dans un cycle Fève-Mousse-Maïs.

Notons enfin que l'on peut éventuellement traiter les mousses avec certains insecticides ou acaricides sans endommager les œufs.

Les 2 techniques de Séries de L5 et de ponte sur mousse permettent donc d'éliminer tous les prédateurs des Cicadelles au moment du lancement des élevages.

Il reste à étudier le rythme de lancement des cages, ses modalités et sa planification.

Planification des élevages producteurs de jeunes adultes

La nécessité d'éliminer les parasites des plantes, et les prédateurs des Cicadelles et de sérier les tranches d'âge des insectes, oblige à concevoir une relance périodique des élevages. La périodicité de cette relance ne peut être laissée au hasard car on s'exposerait comme nous le verrons à d'énormes fluctuations dans l'approvisionnement en Cicadelles saines ou infectées. Il faudra concevoir une planification très stricte des élevages.

Les éléments de cette planification sont essentiellement les étapes du développement de la Cicadelle que l'on veut élever.

Selon la récapitulation des fiches concernant nos élevages, ces éléments peuvent être ainsi résumés :

— les adultes ne pondent pas dans la semaine de leur apparition et peu dans la semaine suivante. Les femelles pondent ensuite en abondance pendant 4 semaines puis leur production d'œufs baisse rapidement.
— les œufs pondus éclosent en 28 jours (4 semaines),
— les stades larvaires se succèdent au rythme de 1 par semaine,

— il s'en suit qu'une génération de Cicadelles *E. variegatus* comptée par exemple du stade L5 de la mère au stade L5 de la fille dure 10 semaines :

de L5 à Adulte pondeuse : 2 semaines
de l'œuf à L1 : 4 semaines
de L1 à L5 : 4 semaines.

La productivité en L5 d'une cage lancée à partir d'une tranche d'âge

Il résulte de ce qui précède qu'un élevage peut être lancé à partir d'une tranche d'âge de plusieurs façons :

— à partir d'œufs pondus sur mousse,
— à partir de séries (L5) passées au stade de jeunes femelles adultes pondeuses (P),
— à partir de jeunes adultes prélevés dans un élevage à population synchronisée.

On a représenté dans la figure 2 un élevage lancé à partir de Cicadelles adultes en début de ponte (P). Toutes ces adultes ont le même âge et sont mises ensemble dans la cage.

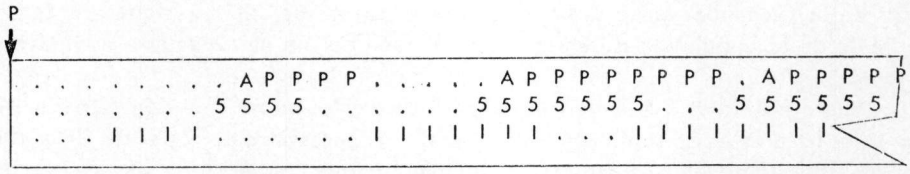


FIG. 2. — *Cage lancée à partir d'une tranche d'âge : il apparait 2 arrêts dans la production des larves de 5e stade (5) et donc des jeunes adultes. (Dans toutes nos figures, les intervalles sont de 1 semaine)*

La productivité d'une telle cage s'exprime pour nous en Cicadelles jeunes adultes (A) qui se trouvent au meilleur stade pour être inoculées. On peut l'exprimer aussi en larves L5 (= 5) puisque celles-ci donnent en 1 semaine ces jeunes adultes. L'expression en larves L5 de la productivité d'une cage a l'avantage de pouvoir être contrôlée, les L5 étant facilement repérables.

Les stades de la Cicadelle sont représentés dans la figure 2 en fonction des données de nos élevages présentées au début de ce chapitre (1 = L1, etc...).

On voit schématiquement (fig. 2) que la production des L5 commence à la 8e semaine. Elle dure 4 semaines, puis s'arrête 6 semaines. Elle reprend pendant 7 semaines et s'arrête de nouveau 4 semaines. Ce n'est qu'après ce temps, c'est-à-dire après 28 semaines (7 mois), que la production des L5 se trouve régularisée, essentiellement grâce à la durée du temps de ponte de chaque Cicadelle femelle.

Il est impensable d'attendre 7 mois pour utiliser 1 cage régulièrement. Quelles que soient les précautions prises, elle sera inévitablement envahie de parasites des végétaux et de prédateurs d'insectes avant d'être utilisée.

Compensation des arrêts de production des L5 par un étalement de la période d'éclosion

On peut régulariser la production des L5 dès leur apparition à la 8e semaine en étalant la période d'éclosion. Dans l'exemple choisi (fig. 2) d'un lancement des éle-

vages par des jeunes adultes, il faudrait introduire de nouvelles adultes à la fin de chaque période de ponte, c'est-à-dire à la 4e semaine et à la 8e semaine, selon le schéma de la figure 3. Ainsi, la production des L5 se trouve définitivement régularisée dès la 8e semaine.

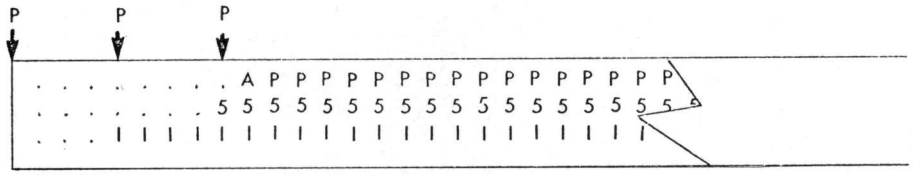


FIG. 3. — *Les arrêts dans la production des larves de 5e stade (5) constatés dans la figure 2 peuvent être compensés par un triple apport de jeunes adultes pondeuses (P) à 4 semaines d'intervalle.*

Cette méthode permet de relancer l'élevage quand on le désire, au-delà de cette 8e semaine. Le seul facteur déterminant devient en effet le développement des parasites des plantes et des prédateurs des Cicadelles.

L'inconvénient de cette méthode est le mélange de tous les stades de développement de la Cicadelle, qui a pour corollaire la rareté de chaque stade. La densité optimale de la population est en effet une donnée qui ne peut pas être multipliée à volonté.

Cette méthode de l'étalement de la période d'éclosion ne peut donc être utilisée que si les besoins en L5 sont réduits et s'il n'est pas nécessaire de sérier les Cicadelles par tranches d'âge. Il en est ainsi, par exemple, lorsque l'on ne désire pas les infecter.

Compensation des arrêts de production des L5 par une relance périodique des élevages

Le cycle direct.

La relance d'un élevage par les 1res adultes pondeuses produites par l'élevage précédent constitue la voie la plus courte du renouvellement des élevages. C'est ce que l'on peut appeler le cycle direct. La connaissance de ce cycle direct est la donnée de base indispensable pour fixer un rythme de relance.

Une génération de Cicadelle, nous l'avons vu, demande 10 semaines. Ce temps détermine un rythme de 10 semaines pour la relance des élevages en cycle direct (fig. 4). Mais on retrouve ici l'arrêt de 6 semaines dans la production des L5, déjà observé pour les élevages lancés à partir d'une tranche d'âge (fig. 2).

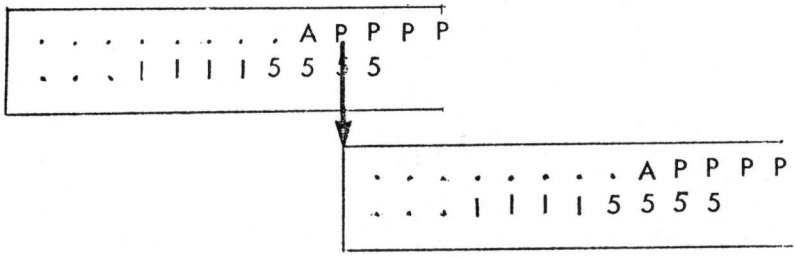


FIG. 4. — *Cycle direct.*
On observe un trou de 6 semaines dans la production des larves de 5e stade (représentées par 5).

Détermination d'un rythme de relance.

Pour combler ces arrêts de production, il faut intercaler d'autres élevages entre les 2 élevages de la figure 4, qui constituent le cycle direct.

Intercaler 1 seul élevage laisse encore un arrêt de production de L5 de 2 semaines. Il faut donc intercaler au moins 2 élevages, ce qui aboutit pratiquement au lancement d'une cage toutes les 4 semaines (fig. 5). Cette relance mensuelle se fait avec un roulement de 4 cages. Elle assure la production régulière des jeunes adultes, à condition de prélever les Cicadelles au stade L5, de les isoler en « séries de L5 » pour les utiliser 1 semaine plus tard comme jeunes adultes. Il n'est en effet pas possible de prélever les Cicadelles adultes directement dans les cages, car elles peuvent avoir 4 semaines de différence d'âge. Les plus âgées ne peuvent plus être considérées comme jeunes adultes.

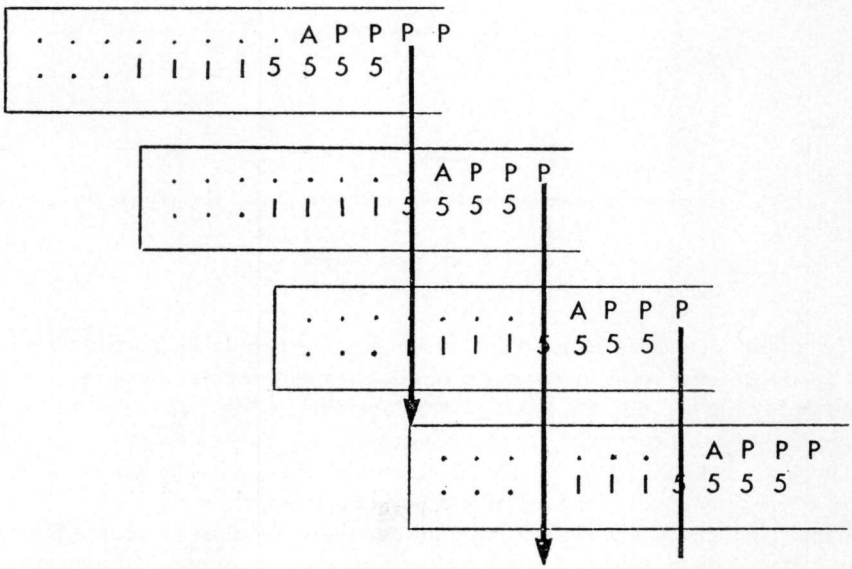


FIG. 5. — *Relance des élevages toutes les 4 semaines.*

— *4 cages seulement sont nécessaires.*
— *Production régulière des larves de 5e stade (5) et des jeunes adultes (A).*
— *Mais les adultes sont d'âges différents, et les Cicadelles doivent être prélevées au stade L5 (séries L5 nécessaires).*

La servitude de la préparation des séries peut être évitée par une relance des élevages toutes les 2 semaines. Les jeunes adultes produits sont prélevés dès leur apparition durant les 9 et 10e semaines, et la cage peut être ensuite éliminée. La différence d'âge des adultes ainsi récoltés est au maximum de 1 semaine, ce qui se ressent peu sur leur longévité (Note 1 en bas de la page suivante).

Dans ce cas de la relance des élevages toutes les 2 semaines, chaque cage est remplacée par la 5e qui la suit. Il y a donc 6 cages en tout ce qui peut paraître beaucoup (fig. 6A).

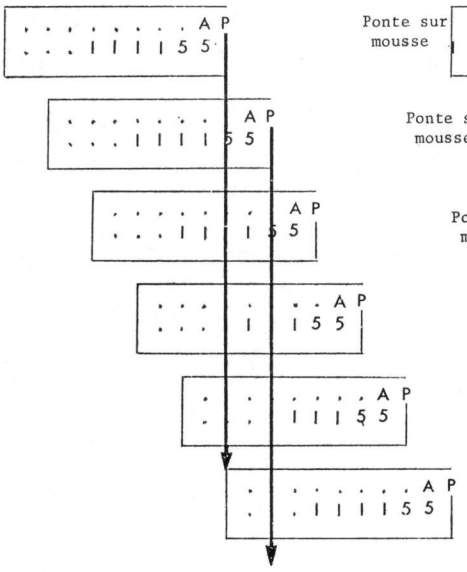


FIG. 6A

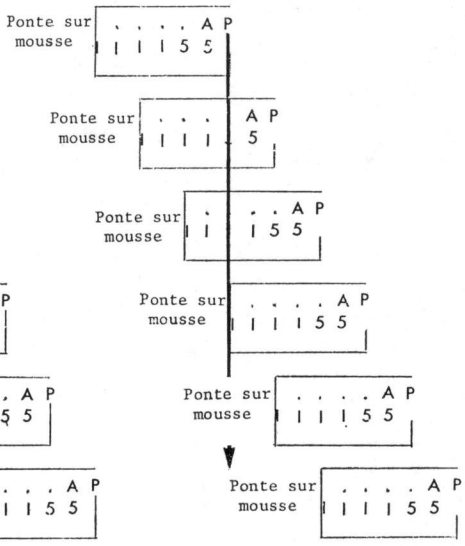


FIG. 6B

La production de jeunes adultes par une relance toutes les 2 semaines des élevages.

1) figure 6A : avec 6 cages
2) figure 6B : avec 4 cages.

Ce nombre peut être réduit à 4 en utilisant notre technique de la ponte sur mousse. Dans ce cas en effet les 4 semaines de développement embryonnaire se passent en dehors de la cage (fig. 6B). On cumule l'avantage d'une durée très courte de l'élevage (6 semaines) et de l'accomplissement sur mousse d'une partie du cycle.

On se trouve ainsi dans les meilleures conditions pour éliminer parasites des plantes et prédateurs des Cicadelles (Note 1 en bas de page).

L'inconvénient du nombre de cages un peu élevé est aussi compensé par le fait que la méthode de la relance toutes les 2 semaines se prête à la production successive dans les mêmes cages des Cicadelles saines jeunes puis des Cicadelles infectieuses. Nous allons étudier ce problème.

La production successive de Cicadelles saines jeunes et de cicadelles infectieuses dans les mêmes cages

Nous venons de voir que la relance des élevages toutes les 2 semaines amène à éliminer ceux-ci lorsque les premiers adultes ont 1 semaine d'âge. C'est la condition pour que nous puissions disposer exclusivement d'adultes jeunes pour les injections.

Mais ces cages, au lieu d'être éliminées peuvent changer de destination, et être

(Note 1) Dans tous ces protocoles, les adultes qui ont servi à relancer l'élevage survivent lorsqu'apparaissent les jeunes adultes. Il faut donc les éliminer avant. Nous proposerons une solution à ce problème au chapitre du brassage génétique.

utilisées pour la production des Cicadelles infectieuses dont nous avons besoin pour faire les extraits.

Il suffit de sortir les maïs sains, et de les remplacer par des fèves malades (Flavescence dorée) renouvelées pendant 3 semaines (fig. 7).

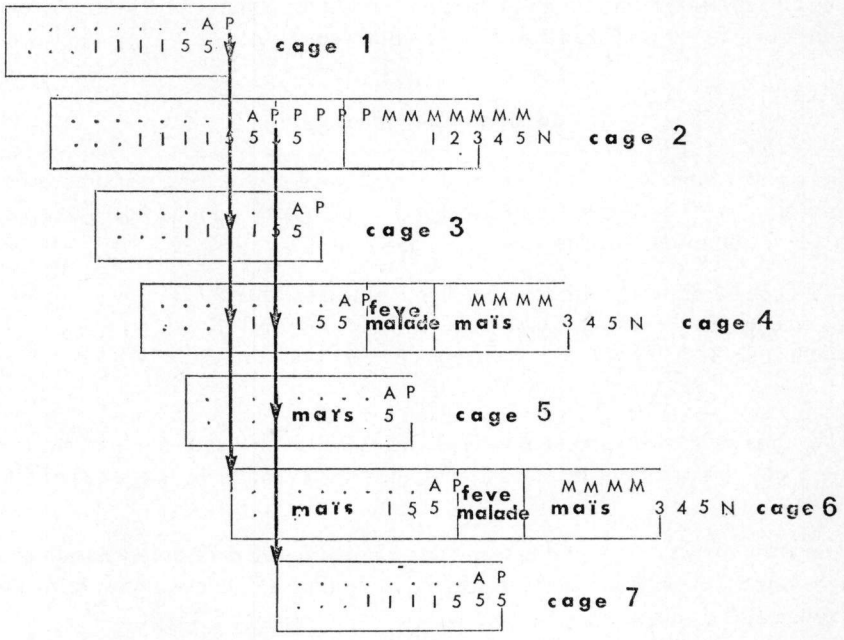


FIG. 7. — *Combinaison d'une relance toutes les 2 semaines des élevages de Cicadelles jeunes adultes (A) et d'une production continue d'adultes infectieuses (M).*

L'alternance des hôtes végétaux, Maïs et Fève (Fève malade) évite le développement des parasites des plantes et retarde de 3 semaines l'apparition de la nouvelle génération de Cicadelles adultes non infectées (N), Ainsi les adultes infectieuses peuvent être utilisées pendant 7 semaines sans risque de mélange avec la génération suivante non infectée (cage 2 par ex.).

Au bout de ce temps, les fèves malades sont éliminées à leur tour et remplacées par des jeunes maïs sains. On assure ainsi une alternance d'hôtes végétaux pour ces cages dont la durée est prolongée.

On laisse passer 2 semaines afin que l'incubation se fasse et que les Cicadelles deviennent infectieuses. Elles sont alors utilisées pour faire les extraits pendant 4 à 8 semaines. Dans ces limites, il n'y a aucun risque d'apparition de jeunes adultes non infectieux d'une nouvelle génération. En effet, l'alternance des hôtes végétaux, et plus précisément, l'élimination des fèves malades, élimine tous les œufs pondus jusqu'à cette date. On a donc 10 semaines (= 1 génération) devant soi (2 semaines d'incubation + 8 semaines d'utilisation) avant l'apparition de jeunes adultes non infectés d'une nouvelle génération.

Durant toute la période d'utilisation des Cicadelles infectieuses, on éprouve l'infectivité de l'élevage en prélevant chaque semaine 20 Cicadelles qui sont placées individuellement sur une fève saine. On obtient normalement 80 à 90 p. 100 de Cica-

delles infectieuses. Ce sont les fèves malades obtenues dans ces épreuves d'infectivité qui sont réutilisées pour infecter les Cicadelles des élevages suivants.

Les Cicadelles malades étant utilisées pendant 4 à 8 semaines, tandis que les jeunes Cicadelles saines ne sont utilisées que pendant 2 semaines il suffit d'infecter 1 cage sur 2 ou 3 pour assurer la production de cicadelles infectieuses (fig. 7).

Les autres cages sont éliminées lorsque les adultes saines ont 1 semaine, ou bien utilisées pour infecter les Cicadelles avec une autre jaunisse.

Le brassage génétique

Si l'on suit bien le schéma retenu d'une relance d'une cage par une autre, on risque d'aboutir à la création d'isolats génétiques. Ainsi, dans le cas d'une relance toutes les 2 semaines des élevages :

— la cage 1 donne naissance à la cage 6 puis à la cage 11
— la cage 2 — — 7 — 12
— la cage 3 — — 8 — 13
etc...

Une cage est exclusivement la suite d'une autre, et on risque d'aboutir à la création de 5 populations dont les caractères peuvent devenir à la longue sensiblement différents.

Afin d'éviter cet écueil, et d'assurer une hétérozygotie suffisante, chaque cage est relancée par 3 autres. Ainsi, dans le schéma de la figure 7, la cage 6 est relancée par des adultes de 3 origines :

1. par les jeunes adultes de la cage 1,
2. par les vieux adultes de la cage 4 dont les femelles arrivent à la fin de leur période de ponte abondante,
3. par les vieux adultes qui peuvent rester dans la cage 3. L'activité pondeuse des femelles de cette cage est alors très faible.

Cette pratique a l'avantage d'éliminer dans les cages 3 et 4 les vieilles Cicadelles adultes qui pourraient survivre au moment où apparaissent les jeunes de la nouvelle génération. On évite ainsi tous risques de confusion entre ces 2 catégories d'adultes.

En conclusion, l'amélioration des milieux d'extraction des agents pathogènes des jaunisses des plantes rend nécessaire la pratique permanente de l'épreuve d'infectivité par l'inoculation de Cicadelles saines. Il s'en suit la nécessité d'une production régulière et abondante de Cicadelles saines et de Cicadelles infectieuses.

Dans une telle production, il est nécessaire de prévoir l'élimination des parasites des hôtes végétaux et des prédateurs des Cicadelles, et de sérier les vecteurs par tranche d'âge.

La meilleure méthode permettant d'éliminer les parasites des végétaux est l'alternance des hôtes. Pour le cas particulier de *Euscelidius variegatus*, nous avons déterminé, selon nos expériences, que les meilleurs hôtes végétaux sont le maïs (*Zea maïs*) et la fève (*Vicia faba*).

Pour sérier les cicadelles par tranche d'âge, il est commode de prélever les cicadelles au stade L5 (séries de L5), sachant qu'elles se transformeront en jeunes adultes en l'espace d'une semaine.

On peut aussi utiliser un fait intéressant que nous avons découvert : l'aptitude d'*E. variegatus* à pondre sur la mousse de polyuréthane. C'est ce que nous appelons la ponte sur mousse.

La relance des élevages, associée éventuellement à la ponte sur mousse, élimine la totalité des prédateurs de cicadelles.

L'étude d'une planification de la relance des élevages nous a amenés à adopter la relance toutes les 2 semaines. Cette méthode permet de prélever les jeunes adultes directement dans la cage, et de réutiliser ensuite la cage pour la production de cicadelles infectieuses. Afin d'éviter la consanguinité des élevages, nous proposons une technique de brassage génétique.

Il résulte de cette étude que l'élevage des cicadelles dans la perspective d'une utilisation régulière et abondante pour les épreuves d'infectivité ne va pas sans difficultés.

Il nécessite un investissement important en place et en temps, l'occupation en permanence de plusieurs personnes et une planification rigoureuse. Cela constitue donc un choix d'orientation pour le laboratoire qui l'entreprend.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

The production of healthy and infectious leafhoppers for infectivity tests of yellow diseases of plants associated with mollicutes. Breeding of Euscelidius variegatus KBM and egg laying on polyurethane foam.

The regular use of the infectivity test by injection of leafhoppers requires a copious production of leafhoppers that are either young and healthy or infectious.

The breeding cages must be free of hostplant parasites and of leafhoppers predators. Also, insects of a standard age should be produced.

Parasites can easily be eliminated from the breeding cages by varying the host plants. Experiments concerning the leafhopper *Euscelidius variegatus* showed that the best host plants are *Zea mais* and *Vicia faba*, which can be alternated if necessary.

In order to produce leafhoppers of a standard age, they should be periodically raised in new breeding cages either from 5th stage larvae or from eggs layed on polyurethane foam. Both techniques eliminate leafhoppers predators.

Best results were obtained when new breeding cages were started every 2 weeks. This allows the sampling of young, healthy adults during 2 weeks, and then use of the cages for the production of infectious leafhoppers.

A technique of genetic mixing is proposed in order to avoid consanguinity.

Références bibliographiques

CAUDWELL A., Catherine KUSZALA, BACHELIER J. C., LARRUE J., 1970. Transmission de la flavescence dorée de la vigne aux plantes herbacées par l'allongement du temps d'utilisation de la cicadelle *Scaphoïdeus littoralis* BALL et l'étude de sa survie sur un grand nombre d'espèces végétales. *Ann. Phytopath.*, 2 (2), 415-428.

CAUDWELL A., Catherine KUSZALA, LARRUE J., BACHELIER J. C., 1972. Transmission de la Flavescence dorée de la fève à la fève par des cicadelles des genres *Euscelis* et *Euscelidius*. Intervention possible de ces insectes dans l'épidémiologie du bois noir en Bourgogne. *Ann. Phytopathol.*, n° hors série 181-189.

CAUDWELL A., Catherine KUSZALA, LARRUE J., 1973. Techniques utilisables pour l'étude de la Flavescence dorée de la Vigne. *Riv. patol. veg.* Ser. IV, **9,** 3, 269-276.

CAUDWELL A., 1977. Aspects statistiques des épreuves d'infectivité chez les jaunisses (yellow's) des plantes et chez les viroses transmises selon le mode persistant. Intérêt de la fève (*Vicia faba*) comme plante test pour les jaunisses. *Ann. Phytopathol.*, 9 (2), 141-159.

DOI Y., TERANAVA M., YORA K., ASUYAMA H., 1967. Mycoplasma or P.L.I. Group like organisms found in the Phloem elements of plants infected with mullerry dwarf, potato witches broom, aster yellow's or paulownia witches broom. *Ann. Phytopath. Soc. Jap.*, **33,** 259-266.

MOREAU J. P., 1963. A propos de l'élevage permanent d'un homoptère jasside du genre *Macrosteles*. *Rev. Zool. Agr. Appl.*, **62,** (10-12) 1-3.

MUELLER H. J., 1961. Erster Nachweis einer Eidiapause bei den Jassiden *Euscelis plebejus* Fall und *lineolatus* Brullé (Homoptera Auchenorrhyncha). *Z. Angew. Entomol.*, **48,** 233-241.

RICOU G., 1960. Méthodes d'élevage au laboratoire de quelques cicadelles vivant sur graminées. *Ann. Epiphyties*, **11,** 419-422.

VALENTA V., MUSIL M., 1961. Investigations on European yellows-type viruses : I The stolbur virus. *Phytopath. Z.*, **42,** 1-38.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 457-467.

Essais de piégeage sexuel de *Grapholitha janthinana Dup.*, par un mélange d'acétoxy-1 dodécène 8Z et 8E (8Z DDA et 8E DDA)

Françoise BEAUVAIS, G. BIWER et P. J. CHARMILLOT (*)

Laboratoire des Médiateurs chimiques, Domaine de Brouessy,
78470 Magny les Hameaux.
(*) *Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins,*
1260 Nyon (Suisse)

Résumé

L'acétoxy-1 dodécène 8Z (1) à 28 p. 100 de l'isomère 8E (2) a été utilisé en 1976 pour le piégeage sexuel de la Tordeuse de l'aubépine, *Grapholitha janthinana Dup.*, dans la région d'Avignon et en Suisse romande. Malgré le manque de sélectivité de cette substance, les premiers résultats ont permis d'observer :

— En Avignon, la présence de ce lépidoptère de mai à septembre dans un verger de pommiers, avec, semble-t-il, 2 générations annuelles.

— En Suisse, les observations faites en vergers de pommiers et en forêts, de la mi-juin à la fin juillet, n'ont pu mettre en évidence qu'une seule génération pendant cette période.

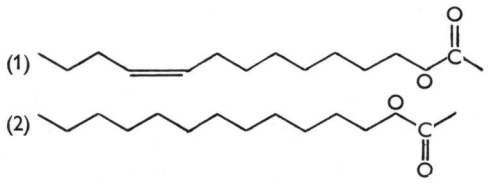
Introduction

Grapholitha janthinana Dup. est un lépidoptère, Tortricidae Olethreutinae, répandu dans toute l'Europe, l'Asie Mineure et le Sud-Est de la Sibérie. L'intérêt qu'il suscite ne date pourtant que des années 1951-1954, lorsque Bender observa que cette espèce, classiquement connue pour consommer les fruits des rosacées sauvages (Prunus, Crataegus, Cotoneaster...) pouvait provoquer des dégâts d'importance économique en vergers de pommiers. Au cours des années suivantes, Klinger (1956) signala le fait en Suisse et Servadei (1956) dans l'Italie du Nord (auteurs cités par Bovey, in Balachowsky).

En France, le Service de la Protection des Végétaux fait état de dégâts non négligeables de la Tordeuse de l'aubépine en vergers de pommiers dans la région de la Loire Atlantique.

Lors de recherches récentes sur la spécificité du pouvoir attractif de l'acétoxy-1 dodécène 8Z (8Z DDA) (1) en fonction de sa dose et surtout de sa teneur en isomère 8E, Biwer (1976) mit en évidence la capture de *G. janthinana* dans des pièges appâtés avec 1 000 µg de 8Z DDA contenant entre 13,3 p. 100 et 40 p. 100 d'isomère E.

Il nous a paru utile de mettre au point une méthode de surveillance des populations de *G. janthinana* basée sur le piégeage sexuel des mâles en utilisant une formulation à base de 8Z et 8E DDA.



Cette publication expose les premiers résultats d'une campagne de piégeage entreprise en commun par le Laboratoire des Médiateurs chimiques, Brouessy, INRA, (France) et la Station de Recherches Agronomiques de Changins (Nyon, Suisse).

Matériel et méthodes

Période et lieux de piégeage.

L'étude porte sur des captures effectuées avec des pièges phérotrap 1 C (*) et des pièges cylindriques O. I. L. B. (**), utilisés comparativement par plusieurs auteurs (Charmillot, Baggliolini 1975-Milaire, 1975). Les pièges sont appâtés par des capsules de caoutchouc (type bouchon pour tube à allergie) imprégnées à 1 000 µg d'un mélange de 8Z DDA à 72 p. 100 et de 8E DDA à 28 p. 100. Les capsules sont renouvelées toutes les 6 semaines et les captures sont relevées 3 fois par semaine.

La durée du piégeage a été la suivante :

— du 28.IV au 3.IX 1976 dans 1 verger de Golden délicious non traité, situé sur l'île de la Barthelasse près d'Avignon.

— du 12.V au 26.VII 1976 dans 2 vergers commerciaux et 2 secteurs forestiers du Bassin lémanique.

Résultats

Le résultat de cette campagne de piégeage se présente sous la forme de matériel brut qu'il convient de déterminer avant toute interprétation.

Seule l'identification par les genitalia a permis de reconnaître d'une façon certaine les espèces capturées.

Les identifications ont été faites par nos soins sur le matériel collecté en Avignon, et confirmées par J. P. Chambon (Laboratoire de faunistique du C. N. R. A de Versailles).

En Suisse, M. Hächler (Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins) s'est chargé du même travail sur le matériel local.

(*) Commercialisés par la firme ZOECON.
(**) Organisation Internationale de Lutte Biologique contre les Animaux et Plantes Nuisibles.

A. — *Dépouillement*

Les tableaux I et II résument les captures effectuées en 1976 par le mélange de 8Z DDA (72 p. 100), 8 E DDA (28 p. 100), en France et en Suisse. En Avignon, 15 espèces sont attirées par la formulation précédente. Ce spectre se réduit à 5 espèces si

TABLEAU 1

Captures obtenues avec 8 Z DDA (72 p. 100) et 8 E DDA (28 p. 100) en 1976, en Avignon (Verger de pommiers)

Grapholitha janthinana	251
Cnephasia alternella	49
Pammene arygrana	63
Pammene sp.	25
Pammene albuginana	7
Pammene fasciana	1
Pammene spiniana	2
Celypha striana	3
Grapholitha molesta	8
Grapholitha funebrana	6
Pandemis heparana	1
Laspeyresia pomonella	1
Epiblema scutellana	1
Epiblema foenella	19
Gypsonoma minutana	1
Total	438

TABLEAU 2

Captures obtenues avec 8 Z DDA et 8 E DDA (28 p. 100) en 1976 en Suisse romande

Lisières de forêt			Vergers			
Captures	Calève	Rivaz	Verex 61	Rivaz	Ollon	Total
Grapholitha janthinana	89	78	24	5	3	199
Cnephasia alternella	106	10	42	110	15	293
Pammene sp.	2	0	1	0	0	4
Pammene argyrana	2	0	2	1	0	4
Pammene fasciana	0	0	1	0	0	1
Celypha striana	0	0	1	0	0	1
Grapholitha funebrana	10	1	10	12	0	33
Xanthospilapteryx syringella	0	0	2	0	0	2
Laspeyresia aurana	5	2	0	2	0	9
Gypsonoma dealbana	1	0	0	2	0	3
Heliophobys reticulana	1	0	0	0	0	1
Epiblema hepaticana	1	0	0	0	0	1
Pseudargyrotoza conwagana	0	3	0	0	0	3
Lithocolletis froelichiella	0	1	0	0	0	1
Total	217	95	83	132	18	545

l'on fait abstraction des captures fortuites ou à un niveau trop faible pour avoir une valeur significative. Il s'agit de :

— *Grapholitha janthinana Dup.*,
— *Cnephasia alternella Steph.*,
— *Pammene argyrana Hb.*,
— *Pammene sp.*,
— *Epiblema foenella L.*

L'éventail des 14 espèces capturées en Suisse romande est légèrement différent et se réduit à 3 espèces principales :

— *G. janthinana*,
— *C. alternella.*,
— *P. argyrana.*

La figure 1 nous montre que la présence et l'activité des différentes espèces capturées varient tout au long de la période de piégeage. Ainsi *C. alternella* n'a été cap-

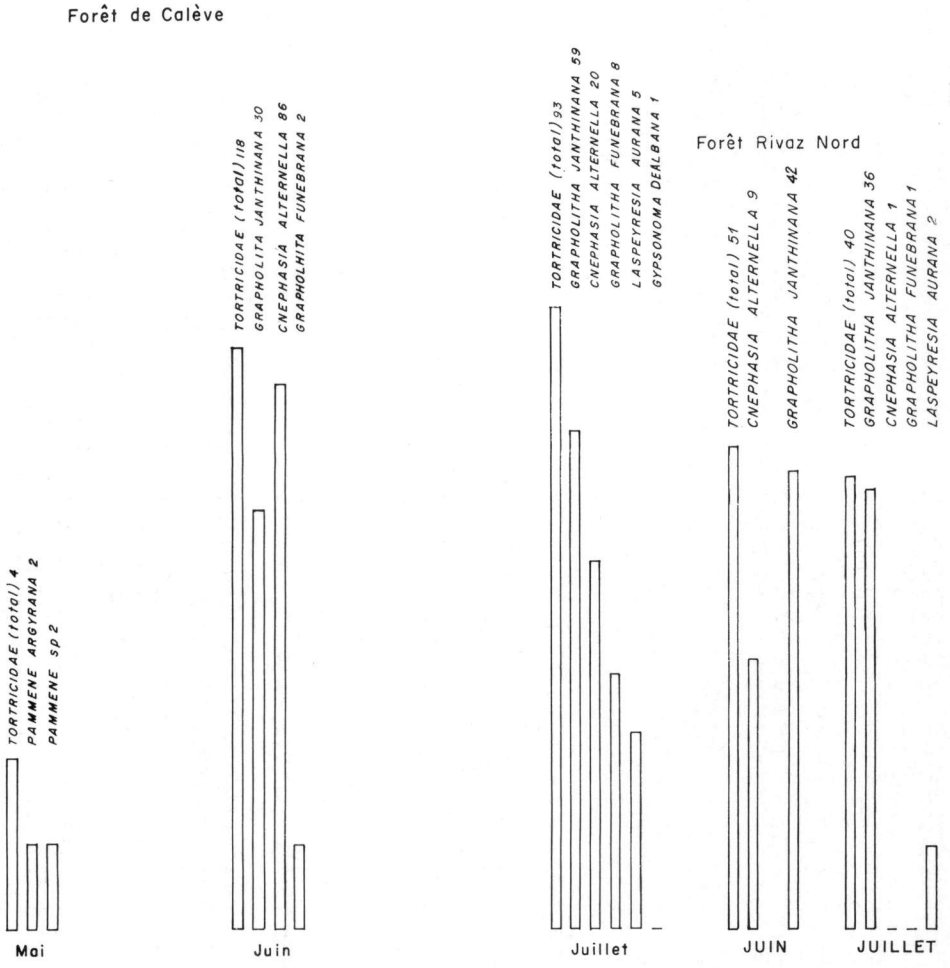


FIG. 1. — *Espèces capturées en Suisse et en France en 1976 par le 8Z DDA et 8E DDA (à 28 p. 100).*

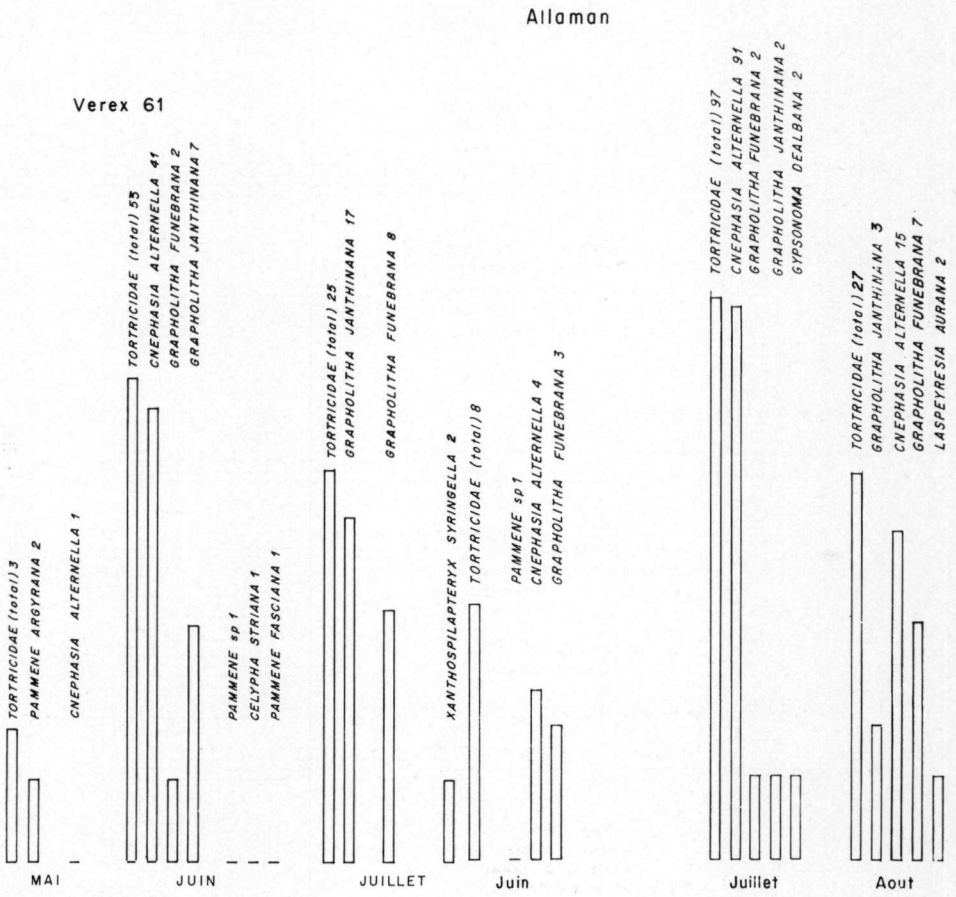

Verex 61
TORTRICIDAE (total) 3
PAMMENE ARGYRANA 2
CNEPHASIA ALTERNELLA 1
TORTRICIDAE (total) 55
CNEPHASIA ALTERNELLA 41
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 2
GRAPHOLITHA JANTHINANA 7
PAMMENE sp 1
CELYPHA STRIANA 1
PAMMENE FASCIANA 1
MAI
JUIN
Allaman
TORTRICIDAE (total) 25
GRAPHOLITHA JANTHINANA 17
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 8
XANTHOSPILAPTERYX SYRINGELLA 2
TORTRICIDAE (total) 8
PAMMENE sp 1
CNEPHASIA ALTERNELLA 4
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 3
JUILLET
Juin
TORTRICIDAE (total) 97
CNEPHASIA ALTERNELLA 91
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 2
GRAPHOLITHA JANTHINANA 2
GYPSONOMA DEALBANA 2
TORTRICIDAE (total) 27
GRAPHOLITHA JANTHINANA 3
CNEPHASIA ALTERNELLA 15
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 7
LASPEYRESIA AURANA 2
Juillet
Aout

FIG. 1 (suite)

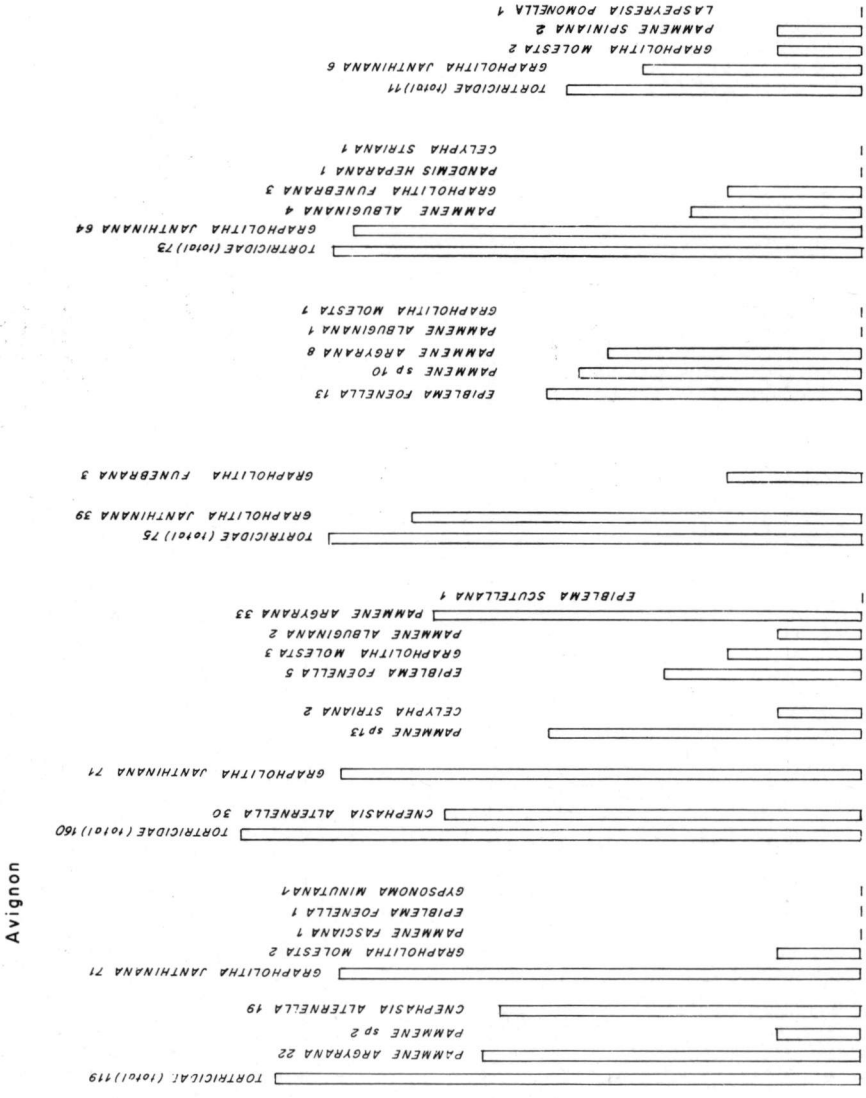

Avignon
MAI
JUIN
JUILLET
AOUT
SEPT
TORTRICIDAE (total) 119
PAMMENE ARGYRANA 22
PAMMENE sp 2
CNEPHASIA ALTERNELLA 19
GRAPHOLITHA JANTHINANA 71
GRAPHOLITHA MOLESTA 2
PAMMENE FASCIANA 1
EPIBLEMA FOENELLA 1
GYPSONOMA MINUTANA 1
TORTRICIDAE (total) 160
CNEPHASIA ALTERNELLA 30
GRAPHOLITHA JANTHINANA 71
PAMMENE sp 13
CELYPHA STRIANA 2
EPIBLEMA FOENELLA 3
GRAPHOLITHA MOLESTA 3
PAMMENE ALBUGINANA 2
PAMMENE ARGYRANA 33
EPIBLEMA SCUTELLANA 1
TORTRICIDAE (total) 75
GRAPHOLITHA JANTHINANA 39
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 3
EPIBLEMA FOENELLA 13
PAMMENE sp 10
PAMMENE ARGYRANA 8
PAMMENE ALBUGINANA 1
GRAPHOLITHA MOLESTA 1
TORTRICIDAE (total) 73
GRAPHOLITHA JANTHINANA 64
PAMMENE ALBUGINANA 4
GRAPHOLITHA FUNEBRANA 3
PANOEMIS HEPARANA 1
CELYPHA STRIANA 1
TORTRICIDAE (total) 11
GRAPHOLITHA JANTHINANA 6
GRAPHOLITHA MOLESTA 2
PAMMENE SPINIANA 2
LASPEYRESIA POMONELLA 1

FIG. 1 (suite)

turée, en France, que de mai à la fin juin. Il est bien entendu que ces données n'ont qu'une valeur relative, car nous ne tenons pas compte de l'environnement des postes de piégeage.

B. — *Les captures de* G. janthinana

Cette espèce représente plus de la moitié des individus capturés dans la région d'Avignon et un peu plus du tiers en Suisse.

Les figures 2 et 3 donnent l'allure générale des courbes de captures des adultes en Avignon et en Suisse.

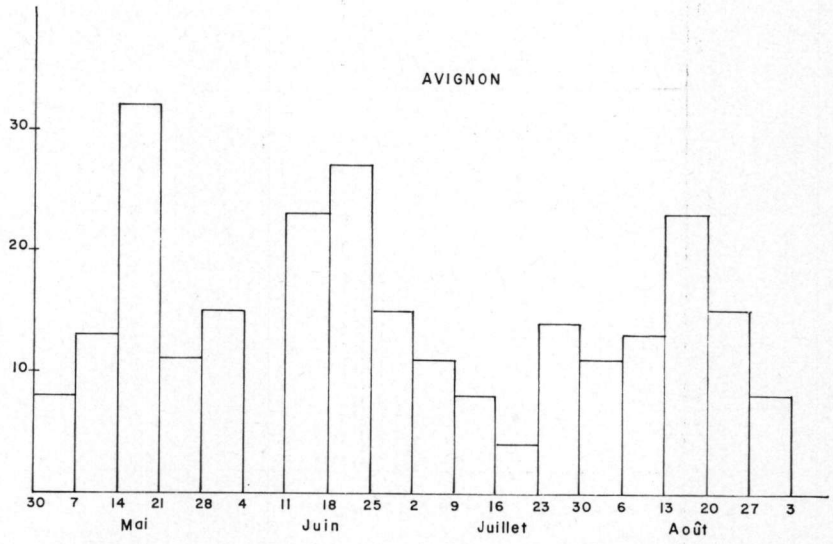


FIG. 2. — *Histogramme des captures (cumulées par semaine) de papillons mâles de Grapholitha janthinana Dup. par piégeage avec un mélange attractif de 8Z 8E DDA en Avignon. (Verger de pommiers Bernard).*

Les captures dénombrées en Avignon ont été cumulées par semaine dans le but d'amortir les irrégularités des relevés tri-hebdomadaires.

Les principales observations concernant l'activité des papillons en 1976 peuvent se résumer ainsi :

— En Avignon, présence continue au verger de fin avril à début septembre avec des périodes d'activité maximum correspondant aux pics de capture se situant du 14 au 21 mai, du 18 au 25 juin et du 13 au 20 août.

— Présence plus tardive, du 24 juin au 16 juillet, dans les vergers suisses avec un maximum début juillet. Il n'y a pas eu de contrôle sur la fin du vol.

L'examen des histogrammes des captures relevées en forêt (fig. 3*c* et *d*) montre que dans cet environnement, l'activité des adultes se prolonge jusqu'à la fin juillet, le pic se situant toujours à la même période.

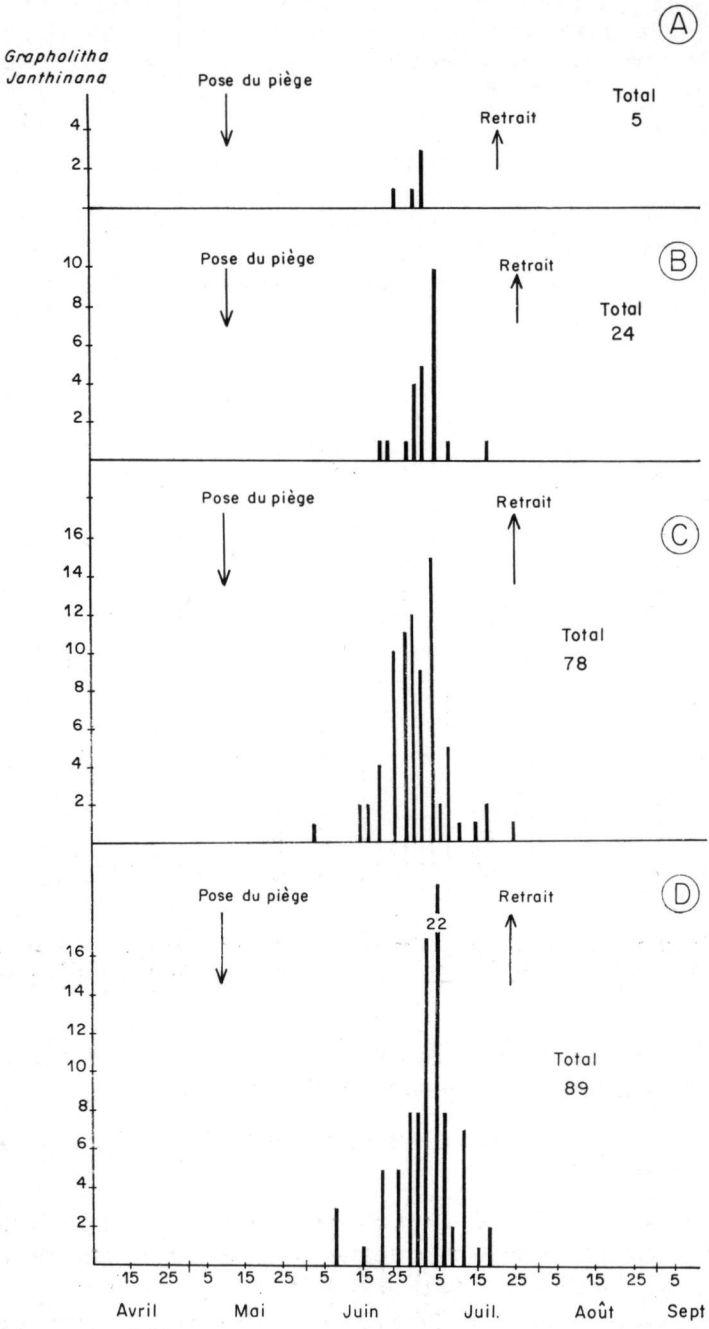


FIG. 3. — *Histogramme des captures de papillons mâles de Grapholitha janthinana par piégeage avec un mélange attractif de 8Z 8E DDA en Suisse*

A. — Captures effectuées à Allaman Rivaz (verger de pommiers).
B. — — — à — Verex-61 (verger de pommiers).
C. — — — à Rivaz (forêt Nord).
D. — — — à Nyon (Forêt de Calève).

Discussion

Spécificité de la formulation utilisée.

Comme on peut le voir aux tableaux I et II, la formulation utilisée n'est pas sélective pour *G. janthinana*. Les captures en nombre important de *C. alternella* ont été aussi observées avec Orfamone(R) et Funémone(R), phéromones sexuelles commerciales de *Grapholitha molesta* Busck et de *Grapholitha funebrana* Tr., toutes 2 à base de 8Z DDA. Le produit (quel que soit le pourcentage de l'isomère E présent s'il est inférieur à 50 p. 100) constitue également un leurre pour de nombreuses espèces de *Pammene* dont *P. argyrana* (Biwer 1976).

Par contre, les captures en nombre important de *G. funebrana* en Suisse lémanique, par une formulation contenant 28 p. 100 de 8E DDA, sont surprenantes. En effet, pour cette espèce, le 8E DDA augmente l'effet attractif du 8Z DDA jusqu'à 3 p. 100 environ, et devient franchement inhibiteur au-dessus de 15 p. 100 (Biwer 1976). Dans le cas présent, ou bien la population de *G. funebrana* était très élevée et le nombre d'individus capturés est négligeable vis-à-vis de la population naturelle, ou bien l'espèce présente une variabilité plus grande que prévue dans son aire de répartition géographique.

Captures de G. janthinana.

La courbe unimodale relevée en Suisse cette année ne nous permet pas d'affirmer l'existence d'une génération unique ; la durée des observations très brève a pu cacher la présence d'un second vol. A l'appui de cette hypothèse, on peut noter qu'un certain nombre de dégâts sur fruits ont été observés en août-septembre par Baggiolini (communication personnelle).

En Avignon, aucune des données météorologiques enregistrées n'a pu clairement expliquer l'allure de la courbe de vol de *G. janthinana*. Les conditions climatiques exceptionnelles du printemps 1976 ont déterminé sans doute une sortie précoce de ce lépidoptère. Il convient donc de se méfier de toute généralisation.

Un fait intéressant doit être cependant signalé : il s'agit de la remarquable concordance qu'on a pu relever entre la durée de l'ensoleillement à une période donnée, et le niveau de captures 2 à 3 semaines plus tard. La figure 4 illustre cette concordance avec un décalage de 2 semaines. Cela fait penser à une action déterminante de ce facteur sur le développement larvaire et la nymphose.

Par contre l'absence de captures entre le 4 et 11 juin reste inexpliquée.

L'échelonnement des captures dans le temps, et le manque d'informations complémentaires, telles l'observation directe des attaques des larves ou le dénombrement des œufs, ne nous permettent pas, pour le moment, de pousser plus loin l'analyse des différents histogrammes (fig. 2 et 3).

Il nous a semblé intéressant d'appliquer à *G. janthinana* les données utilisées pour préciser les périodes d'activité d'un lépidoptère Tortricidae apparenté, le Carpocapse des pommes (*Laspereysia pomonella L.*), qui présente typiquement 2 générations annuelles dans la même région géographique (Audemard 1976 ; Bovey in Balachowsy, 1966).

Le 1er pic représente le maximum de captures des insectes du 1er vol. Si l'on compte à partir du 2 ou du 4 mai (1re dates de ponte), 14 jours nécessaires à l'incubation des œufs, plus 1 mois de développement larvaire et 12 jours pour la nymphose,

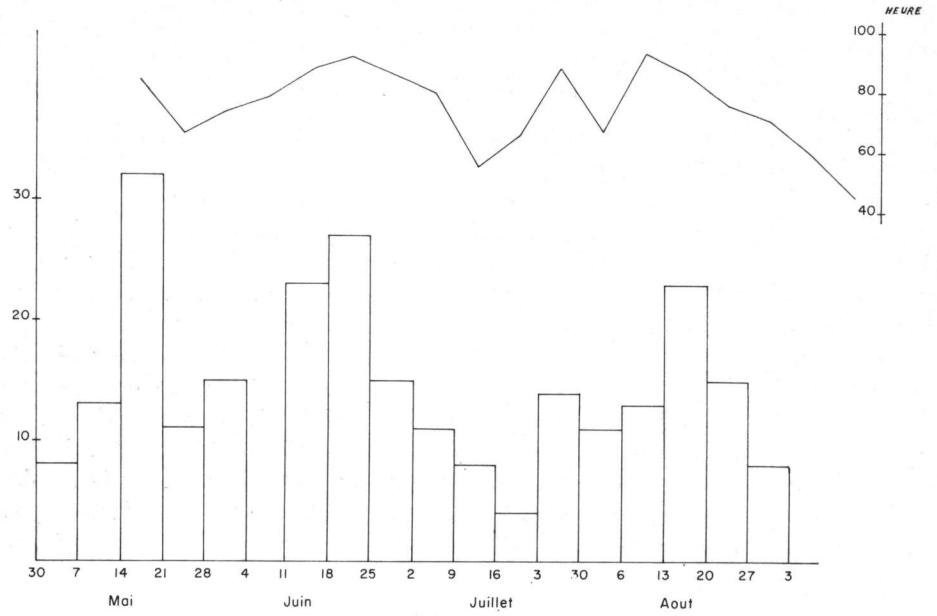


FIG. 4. — *Comparaison entre l'histogramme des captures de* Grapholitha janthiana *en Avignon et la courbe de durée d'ensoleillement enregistrée (en heure) 2 semaines plus tôt.*

on obtient des individus de 1re génération vers le 27 juin. Cela correspond sensiblement à la 2e période d'activité observée par le piégeage, si l'on admet que le développement de *G. janthinana* a pu être un peu plus rapide que celui de *L. pomonella*. Des individus de 2e génération pourraient apparaître après 32 jours de développement, c'est-à-dire dans la 1re semaine d'août. Là encore, on remarque qu'il y a correspondance avec une période de captures intensives. Cette hypothèse de 2 générations chez *G. janthinana* a d'ailleurs été proposée pour la Suisse orientale par Bender (Bovey, in Balaschowsky, 1966) et pour l'Italie du Nord par Servadei (1956). Compte tenu de la faible intensité relative des pics constatés (sauf celui du mois de mai) et de l'étalement des captures dans le temps, il est probable qu'il y ait eu chevauchement des différents vols entre eux.

Conclusion

En 1976 le piégeage de la Tordeuse de l'aubépine *G. janthinana* par le mélange de 8Z DDA à 28 p. 100 d'isomère E a fourni des informations sur les périodes et l'intensité des vols.

Deux vols semblent avoir lieu dans la région d'Avignon. Le 1er, de mai jusqu'à la 3e décade de juillet ; le second de fin juillet à septembre.

Un seul vol, lié à une durée de piégeage courte, de la mi-juin à la fin juillet, a pu être observé en Suisse.

Le manque de spécificité de la formulation et l'absence de données biologiques sur ce ravageur occasionnel nous a empêché d'apporter plus de précision sur son cycle annuel.

L'élevage de cette tordeuse va être tenté sur milieu artificiel dérivé de celui utilisé pour le Carpocapse des pommes, ce qui permettra d'étudier la nature chimique de la sécrétion phéromonale de la femelle et de proposer pour l'avenir une formulation spécifique.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Tests of sex trapping of Grapholitha janthinana Dup.
with a mixture of Z-8 dodecenyl acetate containing 28 *p.* 100 *of its isomer E*

Z-8 dodecenyl acetate containing 28 p. 100 of its E isomer has been used for sex-trapping of Hawthorn leafroller (*Grapholitha janthinana Dup.*) near Avignon (France) and in Switzerland.

In spite of a certain lack of selectivity of this mixture the following observations were possible in 1976 :

In Avignon two generations of this moth are present from may to september in apple orchards.

In Switzerland, only one generation could be detected in apple orchards and in forests from middle of june to july. But most probably a second flight occured later in august.

Références bibliographiques

AUDEMARD H., 1976. Etude démoécologique du Carpocapse des pommes (*Laspeyresia pomonella* L.) en verger de pommiers de la basse vallée du Rhône. Possibilités d'organisation d'une lutte intégrée. Thèse de Docteur Ingénieur à l'Université François Rabelais de Tours.

BIWER G., 1977. Thèse de doctorat 3e cycle Université Pierre et Marie-Curie (Paris VI) : Spécificité dans l'attraction sexuelle chez les Tortricides des vergers.

BAGGIOLINI « Communication personnelle. »

BOVEY P., 1966*a*. Super famille des Tortricoïdae, *Grapholitha janthinana Dup.*, nuisible aux rosacées fruitières, in BALACHOWSKY ; Entomologie appliquée à l'agriculture, t. II, *vol. I* 742-744.

CHARMILLOT P. J., BAGGIOLINI M., FIAUX G., 1975. Les phéromones en lutte intégrée, cas du Carpocapse. *Comptes Rendus du* 5e *Symposium. Lutte intégrée en vergers*, 303-313.

MILAIRE H. G., 1975. Rôle et portée du piégeage avec des substances attractives sexuelles dans les cultures fruitières. *Pomol. Fr.*, 17, (1), 13-17.

SERVADEI A., 1956. *Grapholitha janthinana*, in Lezioni di Entomologia Agraria. Sec. éd. Padova. 1214.

VOGEL KW., KLINGLER J.,WILDBOLZ Th., 1956. *Pammene rhediella* Clerck, der Bodenseewickler, ein bisher ubersehener Obstschädling. *Mitt. Schweiz. entomol. Ges.*, **29**, 283-302.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 469-480.

Cavariella aegopodii Scop. (Hom. *Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France

I. — Evolution des populations

E. BRUNEL et J. M. RABASSE (*)

avec la collaboration technique de Augustine GELLE et Y. BLOT

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, INRA — ENSA
Centre de Recherches de Rennes,
65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex

(*) *Station de Zoologie et de Lutte biologique,*
Centre de Recherches d'Antibes, INRA,
37, boulevard du Cap, 06602 Antibes

Résumé

Cavariella aegopodii Scop. est le seul puceron important sur carotte dans l'Ouest de la France, où il pullule sur semis précoce. Les différentes phases de l'évolution annuelle des populations de cet aphide, partiellement anholocyclique en Bretagne, sont étudiées sur cette plante de 1971 à 1974. Le vol de printemps est composé d'un vol d'infestation et d'un vol de dissémination, les structures des populations sont données ainsi que l'accroissement des populations en hiver sur carotte.

Introduction

Le puceron *Cavariella aegopodii* SCOP. est un déprédateur important des cultures de carottes dans la zone côtière de l'Ouest de la France. Des semis précoces peuvent être détruits par une colonisation massive au stade cotylédonnaire et la croissance de la carotte peut être fortement ralentie en période de sécheresse. Des pulvérisations insecticides sont effectuées lorsque les pucerons provoquent la crispation du feuillage. Bien que la Mouche de la Carotte, *Psila rosae* FAB. demeure l'insecte le plus préoccupant sur carotte, l'importance de cette culture dans l'Ouest (8 000 ha) nous a conduits à étudier *C. aegopodii*.

Ce puceron a une répartition pratiquement mondiale ; il vit sur saule et Ombellifères. La seule étude biologique de cet insecte heteroecique qui a une possibilité de survie hivernale sous la forme anholocyclique, a été effectuée dans le centre de l'Angleterre (Dunn, 1965*a*) ; Dunn et Kirkley (1966) observent *C. aegopodii* sur de nombreuses Ombellifères sauvages et cultivées et constatent qu'après le cerfeuil, la carotte cultivée est la plante la plus attractive et la plus favorable à sa multiplication. Dunn (1970)

ne trouve pas de différence nette entre la sensibilité à cet aphide de nombreuses variétés de carottes testées tant au champ qu'au laboratoire.

C. aegopodii transmet, entre autres maladies à virus, le Mottley Dwarf (Watson et Serjeant, 1964), qui réduit énormément le rendement des carottes et se manifeste par le jaunissement des feuilles externes, ou leur rougissement suivant les variétés, le rabougrissement des feuilles du cœur et la prolifération de racines adventives. Dunn (1956*b*), Dunn et Kempton (1967), Wheatley et Wright (1970) ont envisagé une protection chimique à base de produits organophosphorés destinée à éviter la propagation de cette maladie. Dans l'Ouest de la France, cette maladie n'est pas signalée comme importante.

Nous avons étudié en Bretagne les phases successives de l'évolution annuelle des populations de *C. aegopodii* sur carotte : vol de printemps, pullulation et régression des colonies, maintien à de très faibles densités en août et reconstitution des colonies pendant l'automne et l'hiver pour la fraction anholocyclique de la population. La limitation des populations par les agents biologiques fera l'objet de la 2e partie de ce travail (Rabasse et Brunel, 1977).

Matériel et méthodes

Les populations de *C. aegopodii* ont été étudiées dans un jardin de type potager situé à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes (Ille-et-Vilaine). Les observations étaient effectuées de façon continue de mai 1971 à avril 1974, période correspondant à 3 cycles du puceron. Les carottes de variété « Nantaise améliorée » étaient plantées à raison de 60-70 pieds par m sur les rangs, ceux-ci écartés de 40 cm. En principe, 5 semis en parcelles contiguës d'environ 50 m² chacune étaient effectués chaque année. La superficie du premier semis était doublée, une moitié était hâtée par l'adjonction d'un film de polyéthylène pendant 5 semaines. Les dates de semis sont précisées dans le tableau 1. La levée a lieu 3 semaines après le semis.

TABLEAU 1

Dates des différents semis de carotte et de la mise en jauge à Rennes

	N° du semis					
Années	1.1 et 1.2	2	3	4	5	Mise en jauge
1971	1.04	3.05	14.06	13.07	16.08	22.12
1972	22.03	3.05	14.06	12.07	16.08	10.01
1973	20.03	4.05	5.06	30.07	—	30.12

Pendant l'hiver, les carottes sont stockées verticalement en jauge dans du sable à proximité immédiate des parcelles de culture, sans protection particulière. Les différents semis sont dès lors confondus.

Les vols sont observés dans la culture à l'aide de pots-pièges circulaires (10 cm de diamètre et 5 cm de hauteur) en polystyrène transparent, peints intérieurement en

jaune « bouton d'or » (1). Ces pots sont disposés régulièrement à 1,5 m l'un de l'autre, au sol, en ligne dans chaque semis, à raison de 10 pièges par semis.

Les populations de pucerons sont dénombrées après prélèvement d'échantillons de feuillage. Chaque prélèvement porte sur 25 demi-plantes par semis sélectionnées « au hasard » (50 demi-plantes pendant certaines périodes). *C. aegopodii* étant très homochrome, le tri du matériel est effectué sous loupe binoculaire.

Les données climatiques sont fournies par le poste de l'E. N. S. A. R. situé à 20 m des parcelles d'observation.

1. — Vol de printemps

A Rennes, les carottes peuvent être semées en pleine terre à partir de fin mars-début avril. La levée des 1ers semis a lieu fin avril et la colonisation par les pucerons est immédiate. Les nombres d'ailés capturés dans les différents semis échelonnés en 1971, 1972 et 1973 sont représentés sur les figures 1, 2 et 3. Les maximums de captures sont situées le 15.5.71, du 19 au 22.5.72 et du 18 au 25.5.73. Bien qu'il soit formé d'ailés produits d'une part sur plantes-hôtes primaires, d'autre part sur plantes-hôtes secondaires, comme nous le verrons plus loin, le vol de printemps se produit donc avec une grande régularité. Robert et Rouze-Jouan (1976) ont d'ailleurs observé cette régularité des vols pendant 9 années de piégeage.

Les 1ers ailés sont capturés dans les pièges jaunes le 19.4.72 et le 10.4.73, ainsi que le 8.4.74 dans un piège à succion situé à proximité immédiate de la parcelle. En 1973, le début du vol coïncide bien avec les observations effectuées sur carotte en silo : 1res nymphes le 11.4 pour une population de 7,3 pucerons par plant. En 1972, par contre, les 1res nymphes sont présentes dès le 26.1 dans des populations de 12,5 pucerons par plant et les ailés le 8.3. En 1974, enfin, nymphes et ailés sont produits en permanence pendant l'hiver, tandis que les populations sont toujours supérieures à 23 pucerons par pied ; comme en 1972, les tout 1ers ailés volent début avril. Ces 2 années 1972 et 1974, il y a donc un blocage du vol de *C. aegopodii*, qui peut durer tout l'hiver. L'observation des données climatiques ne nous a pas permis de préciser un seuil thermique correspondant aux 1res captures.

En 1973, les semis 2 et 3 ont poussé pendant le vol massif de *C. aegopodii* ; les captures ont été presque doubles dans le semis 2, qui avait le plus grand développement végétatif. Ce résultat concorde avec l'observation de Dunn (1969) selon laquelle le nombre d'ailés qui se posent sur carotte est une fonction directe de la taille du plant lorsque des carottes de tailles variées sont disposées en mélange. Les semis 1.1 et 1.2 ont un développement végétatif voisin. En 1972, les captures sont très peu différentes entre ces 2 semis. En 1971, par contre, les ailés piégés sont environ 2 fois plus nombreux dans le semis 1.2 que dans le semis 1.1. Or, exceptionnellement, la parcelle 1.2 n'était pas disposée en bande parallèlement aux autres semis, mais en carré à l'extrémité de ceux-ci. Nous attribuons la différence dans les captures à la localisation particulière de la parcelle et du dispositif de piégeage.

Dans les semis tardifs, qui lèvent pendant la 2e partie du vol de printemps, les captures sont considérablement plus fortes que dans les semis plus précoces aux

(1) Réf. Ripolin 514. Ces pièges sont du type « Mouche de la Carotte » (Brunel et Langouet, 1970).

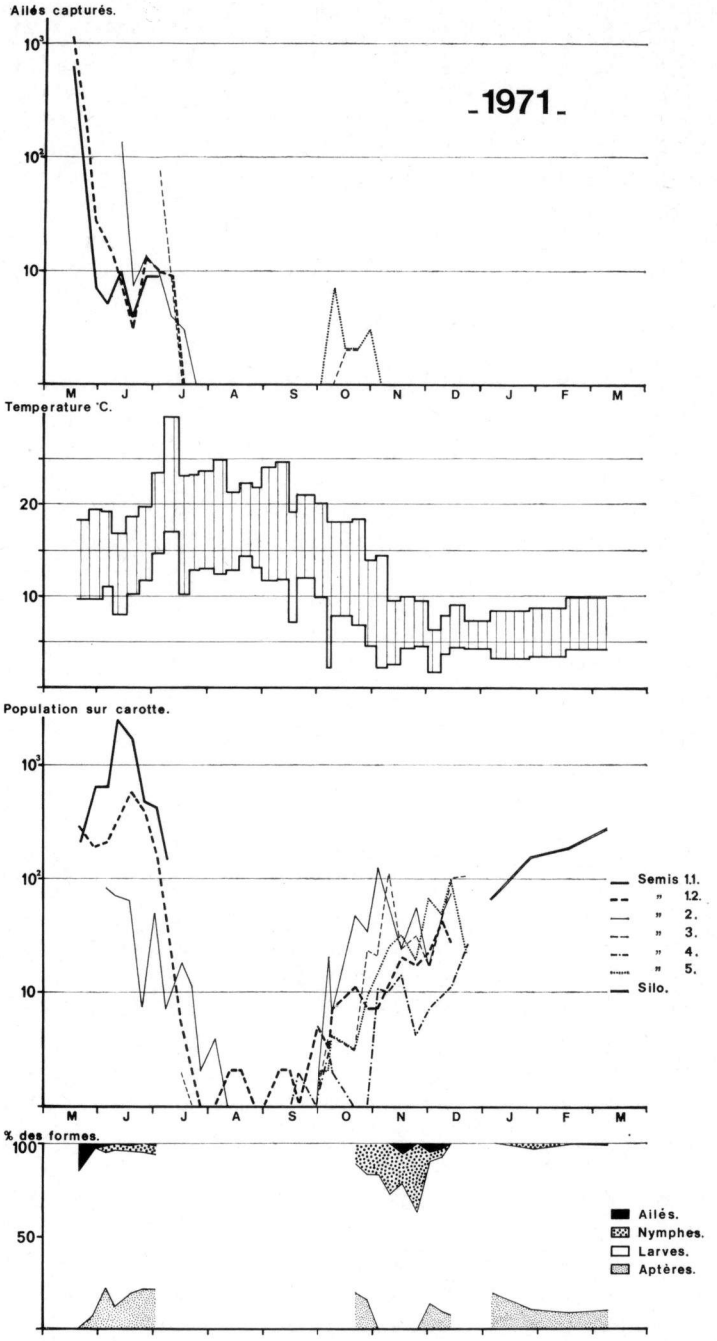


FIG. 1. — *Rennes* 1971. *Evolution des populations de* Cavariella aegopodii *Scop. sur différents semis de carotte.*

Nombre d'ailés capturés dans 10 *pièges jaunes.*
Moyennes des températures maximales et minimales entre 2 *prélèvements.*
Nombre de pucerons sur un échantillon de 25 *demi-plantes.*
Pourcentages de femelles ailées, de nymphes et de femelles aptères.

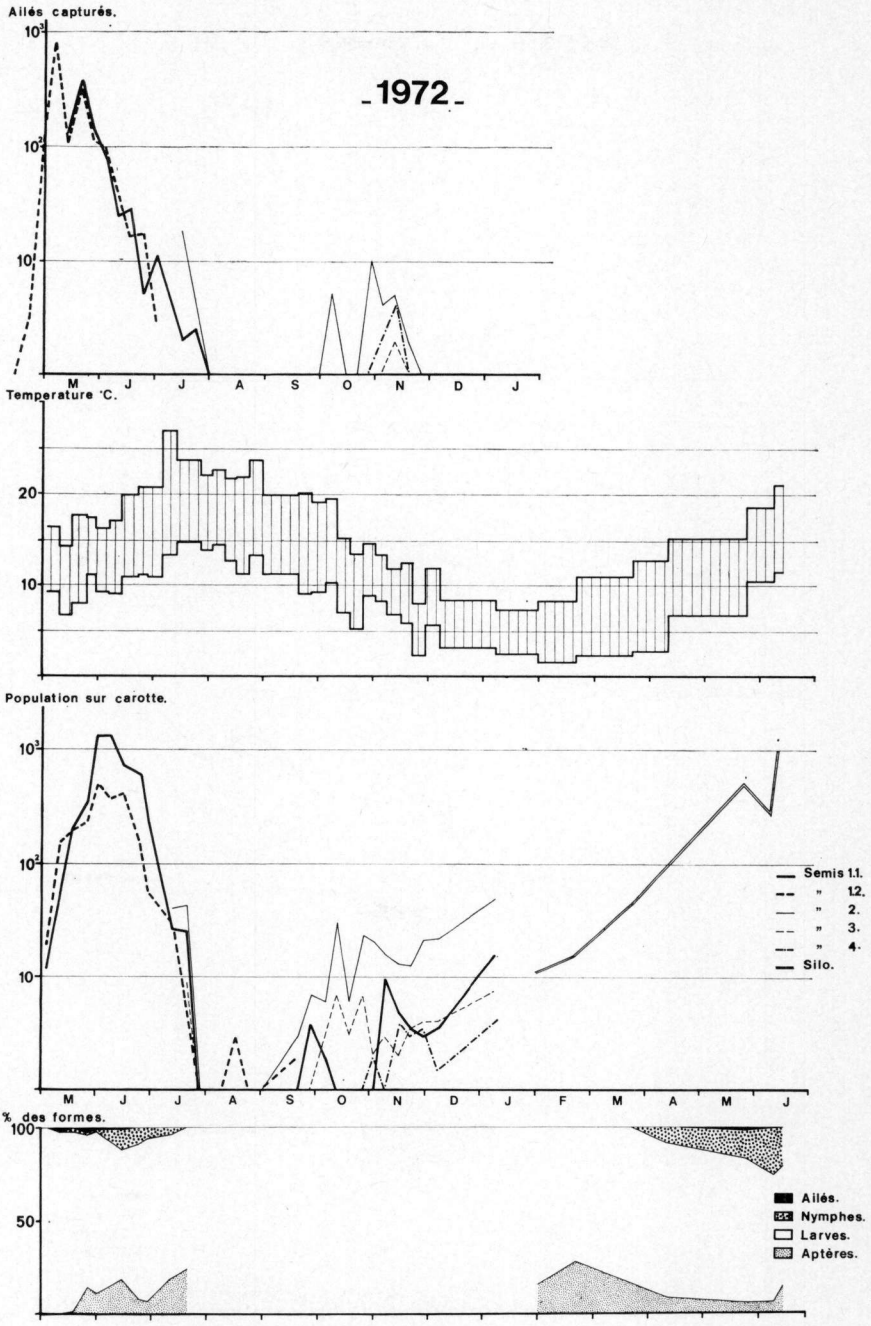


FIG. 2. — *Rennes* 1972. *Evolution des populations de* Cavariella aegopodii *Scop. sur différents semis de carottes.*

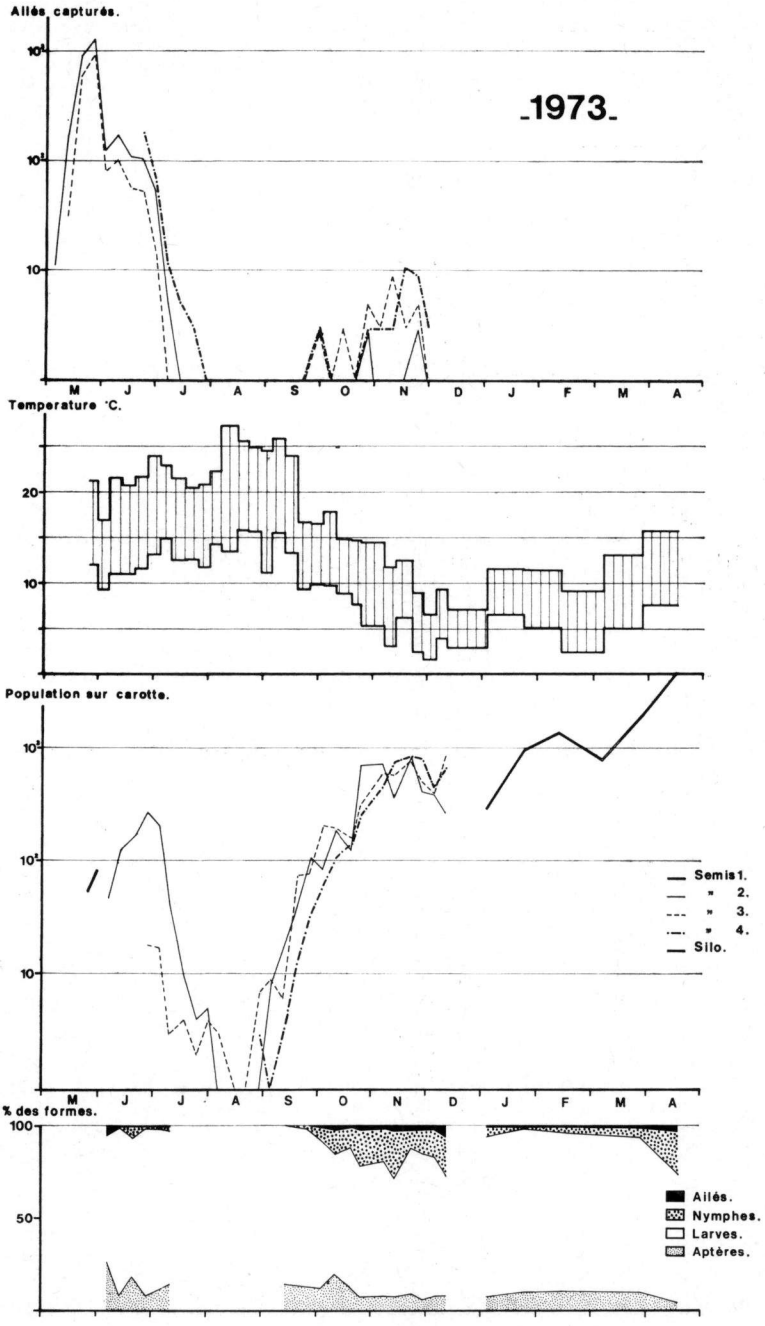


FIG. 3. — *Rennes* 1973. *Evolution des populations de* Cavariella aegopodii *Scop. sur différents semis de carottes.*

mêmes dates. C'est le cas pour les semis 2 et 3 en 1971, pour le semis 2 en 1972 et le semis 4 en 1973. Les pièges disposés dans ces semis attirent des ailés, qui ne seraient pas venus dans les pièges des semis plus précoces, puisque, dans ces derniers, les courbes de captures poursuivent leur évolution régulière.

Sur les carottes de l'année, les 1res nymphes apparaissent au moment du maximum de vols enregistré dans les pièges jaunes, soit le 19.5.1971, le 17.5.1972 et le 25.5.1973. On doit donc considérer que jusqu'au 30.5 les ailés capturés traduisent uniquement la migration saisonnière de l'espèce.

Les courbes de captures sont nettement bimodales, surtout en 1971 et 1973. Il est possible de les décomposer par la méthode décrite par Lewis et Taylor (1967). On obtient ainsi un vol massif de mi-avril à fin mai et un vol plus réduit de fin mai à mi-juillet. Le premier vol peut être interprété comme vol de contamination, le second comme vol de dissémination à partir de la culture.

La fin du vol a lieu à l'extinction des populations sur carotte, c'est-à-dire le 15.7.1971, le 23.7.1972 et le 25.7.1973.

2. — Développement et régression des colonies de mai à fin juillet

L'évolution des populations est présentée pour chaque semis dans les figures 1, 2 et 3. La population augmente très rapidement jusqu'au début juin, puis régresse aussi brutalement. Au cours de ces 3 mois, l'évolution des populations est voisine en 1971 et 1972. La population maximale atteinte est d'autant plus élevée que le semis est plus précoce (tabl. 2).

TABLEAU 2

Population moyenne maximale de C. aegopodii *SCOP. par plante observée sur les différents semis de carotte*

	Semis					
	1.1		1.2		2	
Année	Nombre par plante	Date	Nombre par plante	Date	Nombre par plante	Date
1971	194	9 juin	47	17 juin	4,3	1er juil.
1972	109	7 juin	41	30 juin	3,2	11 juil.
1973	—	—	—	—	21,5	27 juin

Les semis 1.1 et 1.2 sont mis en place à la même date. Le film plastique est retiré vers le 10 mai pour éviter un échauffement trop important dans les conditions climatiques de Rennes ; il ne « protège » donc le semis 1.1 que contre les 1ers ailés. En 1972, la population maximale atteinte est 2,6 fois plus forte dans le semis 1.1 que dans le semis 1.2 alors que les captures d'ailés en pièges jaunes sont voisines. En 1971, alors que les captures sont 2 fois plus fortes dans les pièges du semis 1.2, que dans ceux du semis 1.1, la population maximale est 4,1 fois plus forte dans le semis 1.1. Les piégeages ne peuvent donc pas être reliés à l'évolution ultérieure des pucerons sur la carotte, qui semble surtout dépendre de l'état physiologique de la plante-hôte

pour ces 2 semis. Les 1res femelles virginipares aptères sont observées le 17.5.1972 et le 25.5.1973 ; par la suite, le pourcentage de femelles aptères est de l'ordre de 10 à 20 p. 100. L'observation de la composition des échantillons prélevés semble montrer que les nymphes se forment à partir de la 2e génération de pucerons sur carotte.

Le semis 2 lève fin mai, à une époque où les vols sont réduits, même si les captures d'ailés sont plus abondantes dans ces parcelles de jeunes carottes que dans les parcelles plus âgées ; les populations maximales sur le végétal y sont 10 fois plus faibles que dans le semis 1.2. en 1971 et 1972. En 1973, le semis 2 se comporte de façon intermédiaire entre les semis 1 et 2 des années précédentes. L'absence de concurrence de la part du semis 1, qui a dû être retourné, en est peut être la cause.

Les facteurs de limitation interviennent très rapidement, après un petit nombre de générations. Dans la phase de régression, la courbe de population du semis 2 rejoint rapidement celles des semis précédents, montrant que les facteurs qui interviennent agissent de la même façon sur tous les semis. Notons que la croissance en hauteur du feuillage se poursuit jusqu'à la fin juillet dans le semis 2, alors qu'elle est terminée début juin dans les semis 1.

Nous traiterons par ailleurs (Rabasse et Brunel, 1977) des 2 facteurs essentiels de limitation de *C. aegopodii* : un Hyménoptère parasite *Aphidius salicis* Hal. et les mycoses à *Entomophthora*. La formation d'ailés est assez faible : on observe des valeurs de l'ordre de 5 p. 100 de nymphes, ce qui peut contribuer à la limitation, mais ne correspond absolument pas à un exode massif. Dunn (1965*a*) considère que les pluies du 10 au 31 mai, c'est-à-dire pendant la période de migration expliquent les différences d'attaques entre les années. La migration a lieu à la même époque à Rennes et nous avons observé pendant cette période : 15 jours de pluie, soit 85 mm en 1971 ; 17 jours de pluie, soit 27 mm en 1972 et 15 jours de pluie, soit 55 mm en 1973. Ces données ne contredisent pas l'opinion de Dunn, puisqu'avec une pluviométrie élevée, nous n'avons jamais observé de maximums de l'ordre de 500 pucerons par plante, comme il a été observé en Angleterre lorsqu'il y avait moins de 10 mm de pluie.

3. — Survie estivale en août

Le mois d'août constitue une période critique pour la survie de l'espèce sur carotte. Sur l'ensemble des semis, nous avons trouvé : du 4 août au 19 septembre 1971 : 2 femelles aptères et 6 larves sur 400 plantes. Du 26 juillet au 30 août 1972 : 2 larves sur 338 plantes. Du 16 au 22 août 1973 : aucun puceron sur 50 plantes.

L'accroissement des populations en septembre, en l'absence d'ailés, montre bien que l'espèce est capable de se maintenir à des densités extrêmement faibles de l'ordre de 1 aphide pour 100 plantes, soit 150 pucerons par are. Nos méthodes d'échantillonnage sont totalement inadaptées à de telles densités ; nous ne pouvons donc pas savoir quand et dans quelles conditions *C. aegopodii* recommence à se multiplier. Une simple limitation par des températures élevées ne semble pas suffisante pour expliquer le phénomène. Si en 1971 et 1972 l'augmentation des populations correspond à une baisse des températures moyennes quotidiennes aux environs de 16 °C avec des maximums de l'ordre de 18-20 °C, en 1973 elle est très précoce et se produit alors que les moyennes sont encore de l'ordre de 20 °C pendant 3 semaines avec des maximums moyens de 25 °C. Il n'est pas impossible que l'ensemble du processus se déroule en continu, c'est-à-dire que la population recommence à croître lorsqu'elle a atteint une

densité si faible que tous les agents biotiques de mortalité sont devenus inopérants. Ces nouveaux foyers de colonisation pourraient être fondés, sur des plantes dont les pucerons ont été éliminés depuis plusieurs semaines, par les tout derniers ailés qui volent pendant la 2e quinzaine de juillet.

4. — Reconstitution des populations de septembre à avril

La reconstitution est progressive à l'automne selon les conditions climatiques de l'année et les populations peuvent atteindre des niveaux plus ou moins importants en fin d'hiver (tabl. 3). Les différences entre le nombre d'aphides dans les différents semis sont très peu marquées. Nous remarquons cependant qu'en toutes circonstances, sauf en novembre-décembre 1976, il y a plus de pucerons dans le semis 2 que dans le semis 4.

TABLEAU 3

Evolution de la population de C. aegopodii *sur carotte en hiver*

T0	T1	D1	P1	T2	D2	P2
29.9.71	22.12.71	746	4,1	8.3.72	1 225	22
27.9.72	7.12.72	732	0,5	22.3.73	1 324	3,4
29.8.73	11.12.73	1 213	49	27.3.74	1 998	151

T0 = Date de début de recolonisation, où la population atteint 2 aphides sur 25 plantes.
T1 et T2 = Dates d'observation de la population.
D1 et D2 = Nombre de degrés-jour (au-dessus de 0 °C) depuis T0.
P1 et P2 = Nombre de pucerons par plante.

Au sens de Remaudière (1953), *C. aegopodii* est typiquement une espèce à changement d'hôte régulier (Salix et Ombellifères) dont les mâles sont ailés et les femelles sexuées aptères. Il s'agit du cycle B'2 de Remaudière dans lequel les fondatrigènes se maintiennent pendant plusieurs générations sur l'hôte primaire. Selon une modalité assez répandue, tout particulièrement dans les régions de climat atlantique (Poisson, 1940), nous assistons à un début de division du cycle et au passage de l'holocyclie hétéroecique à l'anholocyclie paramonoecique.

Les nymphes apparaissent tôt dans des populations faibles. (fig. 1, 2 et 3). En 1971-1972, elles apparaissent le 6 octobre, fluctuent entre 13 et 19 p. 100 jusqu'au début décembre, diminuent courant décembre jusqu'à disparaître à la fin du mois. En 1972-1973, les nymphes sont peu nombreuses et sont présentes du 11 octobre au 29 novembre. En 1973-1974 elles se maintiennent pendant tout l'hiver, représentant environ 15 p. 100 des populations du 19 septembre à fin décembre, puis 5. p. 100 en janvier, février et mars. Les captures dans les pièges jaunes sont très peu abondantes à l'automne et il est difficile de comparer la durée des vols sur aussi peu d'individus. D'après les piégeages et les prélèvements sur le végétal, on peut conclure que les ailés, mâles et femelles parthénogénétiques, sont présents et actifs en octobre et novembre. On les trouve encore en décembre, mais seulement sur le végétal. En 1973, où il y a eu un net

réchauffement en janvier-février, des femelles ailées ont été trouvées pendant tout l'hiver sur carotte.

Une femelle ovipare a été trouvée le 11 décembre 1973, ainsi que des œufs d'aphides les 22 novembre 1972, 8 janvier 1973 et 27 février 1973 d'une part et les 28 novembre et 11 décembre 1973 et 3 janvier 1974 d'autre part. Même s'ils méritent confirmation, ces faits montrent une tendance à la formation d'un paracycle avec holocyclie sur hôte secondaire, phénomène qui n'est pas rare chez les pucerons (Remaudière, *loc. cit.*).

Enfin, nous avons observé le 23 janvier 1974 3 femelles parthénogénétiques intermédiaires entre les formes aptères et ailées ; le 3e article antennaire est dépourvu de sensoria secondaire comme chez les aptères, mais le thorax est sclérifié comme celui des ailés sans toutefois que les ailes soient développées. D'autres femelles aptères de la même récolte présentent une sclérification plus ou moins marquée du thorax. Il s'agit de formes intermédiaires très différentes de celles observées par Bonnemaison (1951) sur *Brevicoryne brassicae* L. et qui présentaient toute une gamme dans le développement de moignons alaires et du nombre de sensoria.

L'évolution des populations après le mois de septembre dépend d'une part de la formation de nymphes en plus ou moins grande abondance, d'autre part des conditions thermiques : après l'hiver 1973 particulièrement doux, le niveau de population était très élevé (tabl. 3). Les virginipares supportent bien des températures basses, cependant, chaque année, nous avons observé des individus dont les pattes ou les cornicules étaient atrophiés par le froid : dès le 9 novembre 1971 après un minimum absolu de — 8,2 °C, le 21 février 1973 après — 7,2 °C et le 23 janvier 1974 après — 4,4 °C. L'action des ennemis naturels est toujours très limitée en automne et en hiver.

Conclusion

Le cycle de *C. aegopodii* présente une grande régularité en Bretagne. Le vol d'émigration débute mi-avril lors de la levée des 1ers semis sur carotte et atteint son maximum vers le 20 mai. Des ailés sont produits sur la culture de l'année après cette date et volent jusqu'à mi-juillet. Dans les conditions climatiques de Rennes, où la pluviométrie pendant la période de migration massive du 10 au 31 mai a dépassé, durant les 3 années d'étude, 25 mm répartis sur plus de 15 jours, nous n'avons jamais observé le développement de pullulations susceptibles de détruire la plante en végétation (700 pucerons par plante selon Dunn et Kirkley, 1966). La population maximale atteinte est d'autant plus élevée que le semis est plus précoce. Sur les 1ers semis effectués début avril, nous avons observé jusqu'à 200 pucerons par plante. La régression des populations est synchrone dans tous les semis ; nous l'attribuons essentiellement aux entomophages et aux maladies. *C. aegopodii* se maintient pendant le mois d'août sur carotte à des densités très faibles, de l'ordre de 1 individu pour 100 plantes. A partir de ces quelques survivants, la population se reconstitue progressivement pendant l'automne et l'hiver. A Rennes, *C. aegopodii* est partiellement anholocyclique, c'est-à-dire qu'il peut passer l'hiver à la fois sous forme d'œufs sur saule et sous forme de femelles parthénogénétiques sur Ombellifères. L'abondance de la fraction anholocyclique, qui jouera un rôle important dans la contamination des jeunes cultures au printemps, dépend d'une part du nombre d'ailés, qui se forment en automne, d'autre part des

conditions climatiques pendant l'hiver. Ces conditions sont vraisemblablement proches de la limite à Rennes, puisque chaque hiver un certain nombre d'individus présentent des lésions dues au froid.

Les zones de production de carotte se situent dans la bordure côtière de l'Atlantique et de la Manche, qui bénéficie d'un climat atlantique plus marqué que la région rennaise. Des vérifications ponctuelles nous ont montré que *C. aegopodii* y hivernait partiellement sur saule. Il est cependant vraisemblable que la fraction anholocyclique de la population, qui passe l'hiver sur Ombellifères, y est encore plus abondante qu'à Rennes. Les dégâts très graves que nous avons pu observer dans ces régions concernent des carottes au stade cotylédonnaire colonisées lors d'un vol massif de pucerons. Une lutte chimique est justifiée dans ces conditions, mais elle doit éviter de perturber les facteurs biologiques de régulation, qui sont les mêmes qu'à Rennes et dont bénéficient les semis plus tardifs.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Cavariella aegopodii Scop. (Hom. Aphididae) *on carrots' in western France. I. — Annual evolution of the populations*

Cavariella aegopodii Scop. is the single important aphid on carrot in western France, where it is found in profusion on early sowings. The different periods of annual population evolution of this aphid, partly anholocyclic in Brittany, are studied on this plant from 1971 to 1974. The spring flight is divided in infestation and dissemination flight ; population structure on carrot and increasing of population in winter are given.

Références bibliographiques

BONNEMAISON L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae*. *Thèse Fac. Sc. Univ.* Paris, 380 pp.

BRUNEL E., LANGOUET L., 1970. Influence des caractéristiques optiques du milieu sur les adultes de *Psila rosae* Fabr. (Diptères, Psilidés) : attractivité de surfaces colorées, rythme journalier d'activité. *C. R. Soc. Biol.*, **164,** 1638-1644.

DUNN J. A., 1965*a*. Studies on the aphid, *Cavariella aegopodii* Scop. I. On willow and carrot. *Ann. Appl. Biol.*, **56,** 429-438.

DUNN J. A., 1965*b*. Recent work on the carrot-willow aphid. *Proc. 2nd Brit. Insecticide Fungicide conf. Brighton* 1963, 77-83.

DUNN J. A., 1969. The colonization by *Cavariella aegopodii* Scop. of carrot plants of different sizes. *Ann. Appl. Biol.*, **63,** 318-324.

DUNN J. A., 1970. The susceptibility of varieties of carrot to attack by the aphid, *Cavariella aegopodii* (Scop.). *Ann. Appl. Biol.*, **66,** 301-312.

DUNN J. A., KEMPTON D. R. M., 1967. Effect of the timing of insecticide applications on infestation by *Cavariella aegopodii* Scop. on carrots. *Ann. appl. Biol.*, **60,** 33-42.

DUNN J. A., KIRKLEY J., 1966. Studies on the aphid, *Cavariella aegopodii* Scop. II. On secondary hosts other than carrot. *Ann. Appl. Biol.*, **58,** 213-217.

LEWIS T., TAYLOR L. R., 1967. *Introduction to experimental ecology*. Academic press. 63.

POISSON R., 1940. Sur la reproduction agame de *Myzodes persicae* Sulz. en Bretagne. *C. R. Soc. Biol.*, **133,** 634-636.

RABASSE J. M., BRUNEL E., 1977. *Cavariella aegopodii* Scop. (*Hom. Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. 2. — Régulation naturelle par Aphidiides (Hym.) et Entomophthorales. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9,** 481-496.

REMAUDIÈRE G., 1953. Nutrition et variation du cycle évolutif des *Aphidoidea*. *Rev. Pathol. Veg. Entomol. Agr.*, **32,** 190-207.

ROBERT Y., Joëlle ROUZE-JOUAN, 1976. Activité saisonnière de vol des pucerons (Hom. Aphididae) dans l'Ouest de la France : résultats de 9 années de piégeage (1967-1975). *Ann. Soc. entomol. Fr.* **12**,671-690.

WATSON M., SERJEANT E. P., 1964. The effect of mottley dwarf virus on yield of carrots and its transmission in the field by *Cavariella aegopodii* Scop. *Ann. Appl. Biol.*, **53**, 77-93.

WHEATLEY G. A., WRIGHT D.W., 1970. Studies of methods of applying insecticides for controlling carrot fly and carrot willow aphid on carrots. *C. R. 7e Cong. Intern. Prot. Pl. Paris*, 1970, 397-399.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 481-496.

Cavariella aegopodii Scop. (*Hom., Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France

II. — Régulation naturelle par Aphidiides (*Hym.*) et Entomophthorales

J. M. RABASSE et E. BRUNEL (*)

avec la collaboration technique de Augustine GELLE * et J. P. LAFONT

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I.N.R.A.,
37, Boulevard du Cap, 06602 Antibes

(*) *Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, INRA-ENSA,*
Centre de Recherches de Rennes,
65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex

Résumé

Cavariella aegopodii est présent toute l'année sur carotte en Bretagne et il pullule sur les semis précoces. La présente note fait l'inventaire de ses ennemis naturels, essentiellement Hyménoptères parasites et mycoses à *Entomophthora*, précise l'écologie de ces agents et la façon dont ils limitent les populations de pucerons sur des semis échelonnés.

Introduction

Dans une étude écologique du puceron de la carotte (*Cavariella aegopodii* SCOP.), nous avons établi les grandes lignes de l'évolution des populations de cet insecte dans l'Ouest de la France (Brunel et Rabasse, 1977). Il s'agit d'une espèce partiellement anholocyclique à Rennes, pouvant hiverner sur saule ou sur Ombellifères. Le vol de printemps dure 2 mois et a lieu régulièrement en mai-juin. Après une période de pullulation printanière, les populations régressent avant de traverser une période critique pendant l'été puis remontent lentement à l'automne pour la fraction de population anholocyclique sur carotte.

La présente note a pour objet d'analyser les facteurs qui provoquent la régression spectaculaire des populations au mois de juillet. Elle s'intègre à l'étude de ces facteurs de mortalité des pucerons dans l'Ouest de la France (Robert, Rabasse et Joëlle Rouze-Jouan, 1972 ; Rabasse et Robert, 1975) en présentant un modèle particulièrement simple, puisque la carotte ne porte ici qu'une espèce d'aphide, elle-même attaquée

par un seul parasite primaire. Nous avons observé des prédateurs en petit nombre : *Harmonia conglobata* L. (*Coccinellidae*) et *Sphaerophoria rueppelli* var. *nitidicollis* Zett. *Syrphidae*) très parasité par des *Ceraphronidae* et des *Ichneumonidae Diplazoninae*. Les Hyménoptères, parasites et hyperparasites, et les mycoses à *Entomophthora* sont les 2 grands types d'ennemis naturels qui ont été pris en compte successivement dans cette étude.

Matériel et méthodes

L'implantation des essais à Rennes (Ille-et-Vilaine) et les conditions de culture des 5 semis annuels de carotte, ainsi que les données climatiques ont été exposées dans la 1re partie de cette publication (Brunel et Rabasse, 1977). Rappelons simplement que les populations de *C. aegopodii* sont dénombrées sur des prélèvements de 25 demi-plantes de carotte par semis à chaque date d'observation.

Le taux de mycoses est évalué par le pourcentage d'aphides morts dont la cuticule a été percée par les conidiophores des champignons. L'identification de ces derniers est faite à posteriori sur le matériel conservé en alcool.

Le taux de parasitisme par Hyménoptères est estimé par le pourcentage de momies pleines par rapport à la population totale portée par l'échantillon de 25 demi-plantes. L'image du parasitisme est par ce moyen nettement décalée dans le temps par rapport à ses effets sur la population.

Le taux d'hyperparasitisme est obtenu par mise en éclosoirs individuels de 80 momies prélevées séparément de l'échantillon précédent sur l'ensemble des semis lorsque le parasitisme est suffisant.

Enfin, indépendamment de l'étude suivie à Rennes, des observations complémentaires ont été effectuées occasionnellement dans différentes localités de Bretagne sur carotte et sur saules.

I. — Aphidiidae parasites primaires

1.1. — *Les espèces*

— *Aphidius salicis* Haliday est de très loin le parasite primaire le plus important de *C. aegopodii*. Il s'agit d'une espèce holarctique, qui semble spécifique du genre *Cavariella* (Mackauer et Stary, 1967). Nous l'avons trouvée dans toute la Bretagne, tant sur hôtes primaires, que secondaires.

— *Ephedrus minor* Stelfox est signalé en France sur *Salix purpurea* en octobre (Stary *et al.*, 1971). *E. plagiator* Nees est également mentionné par Petersen (1956), trouvé dans une colonie d'aphides sur *Archangelica officinalis* ; la relation parasitaire ne semble pas vérifiée. Nous avons pour notre part trouvé sur carotte à Granville le 21.6.71, 2 mâles d'*Ephedrus salicicola* TAK., espèce décrite du Japon par Takada (1968) sur *Cavariella salicicola* Matsumura.

— Enfin, nous avons récolté une femelle de *Trioxys* (*Binodoxys*) *heraclei* Haliday le 1.7.71 (avec lequel *T.* (B.) *letifer* Haliday a été récemment mis en synonymie (Tremblay, 1975)) sur carotte à Rennes, espèce déjà signalée ainsi que *T.* (*Binodoxys*) *brevicornis* Haliday comme parasite de ce puceron (Mackauer, 1968, Stary *et al.*, 1971).

— Nous n'avons jamais observé *Praon cavariellae* Stary, bien que cette espèce ait été décrite, entre autres, d'individus récoltés à Rennes sur *Foeniculum* (Stary *et al.*, 1971).

— L'ensemble de ces Aphidiides constitue le cortège parasitaire du genre *Cavariella*, mais les *Ephedrus* et *Trioxys* cités s'attaquent également à d'autres genres de pucerons.

— La mention de *Lysiphlebus fabarum* Marshall comme parasite de *C. aegopodii*, reprise par Mackauer et Stary (1967) nous semble erronée, en effet :

+ Marshall (1901) et Bignell (1901) signalent *Aphidius cardui* Marshall, mais cette espèce, voisine de *A. salicis* dans la clef de Marshall semble devoir lui être identifiée plutôt qu'à *L. fabarum*.

+ Quilis Perez (1931) le signale sous le nom de *L. gomezi* dans les termes suivants : « obtengo el *L. gomezi*... sobre algunos individuos del pulgón negro (*Cavariella aegopodii* Scopoli) de las acelgas (*Beta cicla* L.)... ». La confusion avec un *Aphis* du groupe *fabae* semble manifeste.

— Rappelons enfin qu'aucun Aphelinide n'est signalé comme parasite des *Cavariella* (Michel, 1972).

1.2. — *Rôle d'Aphidius salicis*

Comme tous les Aphidiides, *A. salicis* est un endoparasite solitaire ; il forme une momie jaune paille au printemps et plus foncée, devenant dorée, à l'automne. Ces momies sont localisées le plus souvent sur la face supérieure des feuilles ; elles sont donc très faciles à observer.

TABLEAU 1

*Nombre de mâles et de femelles d'*Aphidius salicis *Hal. et tests de conformité aux proportions théoriques 50 p. 100 et 40 p. 100 de mâles dans la population*

Observations	Mâles	Femelles	χ^2 50 p. 100 de mâles	χ^2 40 p. 100 de mâles
Carottes Rennes 1971	64	68	0,12	3,96
Carottes Rennes 1972	145	216	14,0	0,004
Carottes Rennes 1973	10	12	0,18	0,27
Carottes. Récoltes diverses	150	227	15,7	0,007
Saule	51	73	3,90	0,07

$\chi^2_{0,95} = 3,84$.

Globalement, 41 p. 100 de mâles ont éclos de nos récoltes. L'ensemble des sex-ratios, les 3 années, sur carotte, sur saule et dans les récoltes diverses est homogène ($\chi^2 = 3,15$ avec $\chi_{0,95} = 9,49$). Si l'on teste par un autre χ^2 la conformité à des proportions théoriques de 40 p. 100 de mâles (proportion moyenne observée) ou de 50 p. 100 (sex-ratio équilibré) (tabl. 1), on constate que *Aphidius salicis* a plus de femelles que de

mâles et que la proportion de 40 p. 100 de mâles correspond bien à la réalité dans les diverses conditions de nos observations.

Les momies ont été trouvées sur la culture pendant les périodes suivantes :

— 1971 : du 19.5 (1re observation) au 4.8 et du 19.9 au 22.12 (dernière observation).

— 1972 : du 25.5 au 19.7 et du 27.9 au 7.12.

— 1973 : du 6.6 (mais le 24.5 en silo) au 16.8 et du 29.8 au 11.12.

En 1974, sur les carottes en silo, aucune momie n'a été observée jusqu'à la dernière observation le 17.4. Elles apparaissent donc pendant la dernière semaine de mai ; sur *Salix repens* nous les avons notées à la même époque : à partir du 31.5 en 1972. Dans nos conditions de semis, il semble donc que les parasites colonisent la culture très peu de temps après l'installation des pucerons. Fin juillet, les momies sont détruites dans leur quasi totalité par les hyperparasites et nous ignorons comment *A. salicis* passe la période critique du mois d'août. En septembre cependant, le parasitisme reprend dès que nous voyons réapparaître *C. aegopodii* sur les carottes. Il est alors totalement inefficace, le pourcentage de momies étant au plus de quelques pour cent. L'absence de momies de décembre à mai montre que, si le parasite passe l'hiver, comme d'autres Aphidiides, en diapause dans la momie, il ne le fait pas sur le feuillage des Ombellifères.

2. — Hyperparasites

Conformément à la règle générale chez les parasites d'aphides, les hyperparasites de *C. aegopodii* sont très variés et très efficaces. Il s'agit de *Ceraphronoidea*, *Megaspilidae*, de *Cynipoidea*, *Cynipidae* et de *Chalcidoidea*, *Pteromalidae* et *Encyrtidae* (tabl. 2).

2.1. — *Ceraphronoidea-Megaspilidae-Dendrocerus*

Cinq espèces de *Dendrocerus* ont été trouvées sur *C. aegopodii*. Si les espèces du sous-genre *Macrostigma* (*D. carpenteri* Curtis, *D. aphidum* Rond. et *D. breadalbimensis* Kieffer) étaient bien connues comme hyperparasites de pucerons via divers Aphidiides, la biologie des 2 espèces du sous-genre *Atritomellus* (*D. laticeps* Heidicke et *D. laevis* Ratzeburg) était très controversée (Dessart, 1972). Au Japon, Takada (1973) n'a obtenu que *D. carpenteri* à partir d'*A. salicis* parasite de 2 autres *Cavariella*, malgré la présence dans ce pays de *D. laevis* et de *D. laticeps*.

Sur saule, seul *D. carpenteri* a été observé (1 femelle sur momie d'ailé le 28.6.72). Sur carotte, à l'exception de *D. laticeps*, dont nous avons obtenu 32 mâles et 32 femelles, les espèces trouvées sont toujours présentes en petit nombre et contribuent peu à limiter le parasitisme primaire.

L'examen des dates de prélèvement montre que *D. carpenteri*, *D. aphidum* et *D. laticeps* sont actifs pendant toute la période de présence des momies au printemps. *D. laticeps* s'est également manifesté à contre saison dans des cultures effectuées à Rennes en serre froide le 16.3.71 et le 10.4.72. Cette epèce semble être la mieux adaptée au couple *C. aegopodii-A. salicis* en Bretagne. Enfin, *D. breadalbimensis* et

TABLEAU 2

Inventaire et importance relative des hyperparasites de C. aegopodii *Scop. via* Aphidius salicis *Hal. sur carotte en Bretagne*

	Nombre d'individus éclos			
	Rennes 1971	Rennes 1972	Rennes 1973	Bretagne 70-71-72-
— *Ceraphronoidea-Megaspilidae* :				
Dendrocerus (Atritomellus) laticeps Hedicke	17	22	—	25
D. (A.) laevis Ratzeburg	—	—	2	—
D. (Macrostigma) aphidum Rond.	3	5	4	6
D. (M.) carpenteri Curtis	1	4	2	1
D. (M.) breadalbimensis Kieffer	—	—	3	—
— *Cynipoidea-Cynipidae* :				
Alloxysta voisin de tscheki Gir.	13	22	8	36
A. soluta Hel.	1	1	—	—
A. macrophadna Htg.	—	—	—	1
A. fuscipes Th.	—	2	—	—
A. sp n° 4	3	—	—	—
A. sp n° 5	—	1	1	—
A. sp n° 6	—	—	1	—
A. cursor	—	2	—	1
Phaenoglyphis picipes Th.	1	—	1	1
— *Chalcidoidea-Pteromalidae* :				
Asaphes suspensus Nees	79	93	32	40
A. vulgaris Walker	93	43	26	67
Pachyneuron aphidis Bouche	58	12	71	2
— *Chalcidoidea-Encyrtidae* :				
Aphidencyrtus aphidivorus Mayr.	7	4	4	—

D. laevis n'ont été trouvés qu'une seule fois : le 13.6.73 sur des carottes ayant passé l'hiver à l'extérieur.

2.2. — *Cynipoidea-Cynipidae-Alloxystinae*

Neuf espèces d'*Alloxystinae* ont été obtenues de *C. aegopodii* (tabl. 2).

Alloxysta tscheki Gir. (il s'agit en réalité soit d'une variété sombre de cette espèce, soit d'une espèce très voisine) est de loin l'espèce la plus répandue dans tous les biotopes sur carotte, ainsi que sur saule. Elle représente 82,5 p. 100 des *Alloxysta* trouvés. 36 mâles et 49 femelles ont été obtenus. *A. tscheki* était également l'espèce largement prédominante sur *Capitophorus horni* Borner en Bretagne (Robert, Rabasse et Rouze-Jouan, 1972).

Les autres espèces sont très peu fréquentes. *Alloxysta macrophadna* HTG., *A. fuscipes* Th., *A.* sp. n° 4 et *A.* sp. n° 6 n'ont été rencontrés qu'1 fois ; *A. soluta* (Hel.), *A. cursor*, *A.* sp. n° 5 et *Phaenoglyphis picipes* Th. ont été obtenus soit de biotopes différents en Bretagne, soit à Rennes au cours de plusieurs années. Enfin, *A. fuscipes* n'a été trouvé que sur saule. Deux espèces sont aptères : *A. cursor* et *A.* sp. n° 6.

2.3. — *Chalcidoidea-Pteromalidae*

2.3 1. — *Asaphes vulgaris* Walker *et A. suspensus* (Nees).

Ces 2 espèces constituent une part déterminante de l'hyperparasitisme (tabl. 2). Nous les avons identifiées d'après les caractères indiqués par Graham (1969). L'homogénéité de leurs caractères biologiques (dates et lieux de présence, pourcentage des 2 espèces dans différentes circonstances, sex-ratio), ainsi que le fait que nous les ayons également rencontrées ensemble sur *Capitophorus horni* Borner et *Aphis fabae* Scop. (1), nous incite à les considérer comme une même entité biologique.

La période d'apparition de ces espèces fluctue selon les années : elle est tardive en 1970 (observé le 22.6, mais pas le 12.6) et en 1972 (à partir du 23.6 sur carotte et du 11.7 sur saule) et précoce en 1971 (à partir du 4.6, mais un mâle a été obtenu dès le 27.5). Ces espèces se manifestent également à des températures basses : du 10.10 au 11.12.73 en silo à l'extérieur et en serre froide les 16.3.71 et 10.4.72. Le sex-ratio est toujours nettement déséquilibré en faveur des mâles : il y a 77,8 p. 100 de mâles dans l'ensemble des individus obtenus sur carotte à Rennes.

2.3 2. — *Pachyneuron aphidis* (Bouché).

Comme les 2 *Pteromalidae* précédents, cette espèce est particulièrement abondante et efficace sur carotte ; elle a également été notée sur saule (9 mâles du 23.6 au 11.7.1972).

Sur carotte, en 1970, nous l'avons observée le 22.6. Elle est très abondante en 1971, où elle est présente pendant toute la période d'observation du 4.6 au 4.8 ; cependant, son action n'est vraiment efficace que fin juillet. En 1972, elle ne se manifeste qu'en faible quantité, du 23.6 au 2.8. En 1973 enfin, elle est à nouveau très fréquente et notée pendant toute la période d'observation du 11 au 25.7. Il s'agit donc d'un hyperparasite tardif et la comparaison des 3 années montre qu'il agit d'autant mieux que les momies sont disponibles tardivement au printemps. *P. aphidis* est absent à l'automne 1973 et dans les observations hivernales en serre. La proportion mâles/femelles est de : 31/27 en 1971, 8/4 en 1972 et 38/33 en 1973.

2.4. — *Chalcidoidea-Encyrtidae-Aphidencyrtus*

Seulement 15 individus d'*Aphidencyrtus aphidivorus* Mayr ont été obtenus, uniquement à Rennes et sur carotte. La date tardive à laquelle il intervient (7 au 26.7.71, 11 au 26.7.72, 11 au 25.7.73) est peut-être à l'origine de cette rareté. Le niveau trophique auquel peut agir cette espèce (parasite primaire ou hyperparasite) n'est pas clairement défini (Hoffer et Stary, 1970). Dans notre cas, nous la considérons comme hyperparasite étant donné que les momies sont identiques en tout point à celles dont *A. salicis* est éclos, qu'elles contiennent les boulettes de meconium typiques des Aphidiides et même parfois des fragments de cuticule du parasite primaire.

---

(1) Sur ces deux aphides les *Asaphes* ont été identifiés par Delucchi (Institut d'Entomologie, Zurich).

2.5. — *Importance des hyperparasites*

Pachyneuron aphidis et les *Asaphes* jouent le rôle principal dans le parasitisme d'*A. salicis*. Il s'agit d'ectoparasites, qui pondent dans la momie déjà formée. Ces espèces apparaissent simultanément : les 1ers individus ont éclos de momies prélevées 25 jours après l'observation de la 1re momie en 1971, 29 jours en 1972. Il y a donc un décalage de l'ordre d'1 mois entre l'action du parasite primaire et celle de ces hyperparasites. Par la suite, les *Asaphes* prennent très vite de l'importance, tandis que *Pachyneuron* ne devient abondant que vers mi-juillet.

Les années 1971 et 1972 sont très différentes quant à la limitation d'*A. salicis* : 1972 présente la courbe exponentielle habituelle, tandis que 1971 montre une nette stagnation de l'hyperparasitisme entre le 10 et le 17 juin, puis entre le 24 juin et le 1er juillet (fig. 1, 2 et 3). Il est possible de relier ces différences aux températures observées pendant les périodes considérées. La température était peu variable du 14 juin au 19 juillet 1972 avec une moyenne de 16,7 °C. Entre le 10 juin et le 1er juillet 1971, par contre, elle était assez fluctuante avec une moyenne de 14,3 °C. Du 1er au 15 juillet, on note que le taux d'hyperparasitisme remonte fortement, alors que la moyenne est de 21,6 °C.

3. — Entomophthorales

Les mycoses à *Entomophthora* sont fréquentes en 1971 et 1972 et très peu abondantes en 1973.

3.1. — *Agents pathogènes*

Les champignons ayant été observés a posteriori sur du matériel qui avait parfois subi un lavage, seule une partie des individus a pu être identifiée.

E. planchoniana Cornu a été trouvé les 3 années dans nos cultures de carotte, ainsi que sur saule nain. Il semble que ce soit l'espèce la plus fréquente et la plus efficace sur *C. aegopodii*. Elle est présente à partir du 9.6 en 1971, du 31.5 en 1972 (mais un ailé infecté a été trouvé dès le 10.5) et le 13.6 en 1973. En 1972, *E. planchoniana* a été identifié sur des ailés le 17.4 sur carotte à Saint-Meloir-les-Ondes, le 20.4 sur carotte et persil à Rennes, les 7 et 28.6 sur saule nain à Rennes. Il est donc très vraisemblable qu'il existe une possibilité de contamination des aphides sur carotte à partir d'ailés provenant de sites d'hivernation.

E. thaxteriana Petch est présent en 1971 et 1972. Au cours de ces 2 années, où les mycoses étaient abondantes, nous avons trouvé de nombreux *C. aegopodii* porteurs de spores durables : du 9.6 au 15.7, ainsi que le 27.10 en 1971 et du 23.6 au 11.7 en 1972. *E. aphidis* Hoffmann était présent en assez petite quantité en 1972 et 1973, ainsi que sur saule le 15.6.72. En hiver, les mycosés sont peu nombreux et la maladie ne limite pas les populations. Cependant, les 3 espèces précédentes ont été trouvées durant les mois de janvier, février et mars 1974.

E. fresenii Nowak enfin n'a été observé qu'en 1971, les 17.6, 1 et 7.7 sur quelques aphides et exclusivement sous forme de spores durables.

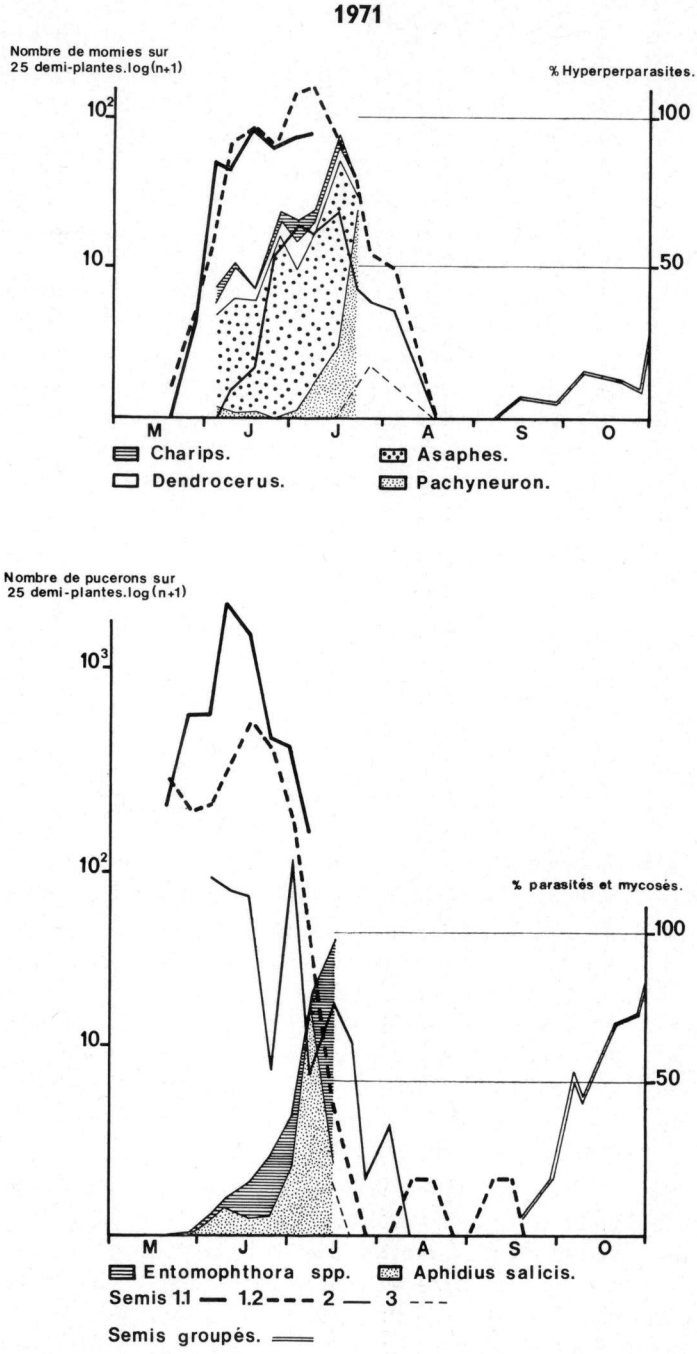


FIG. 1. — *Rennes* 1971 : *Evolution du nombre de* Cavariella aegopodii *Scop. sur* 25 *demi-plantes dans différents semis de carotte et du pourcentage de momies et de pucerons mycosés. Evolution du nombre de momies d'*Aphidius salicis *Hal. sur le même échantillon et du pourcentage de divers groupes d'hyperparasites.*

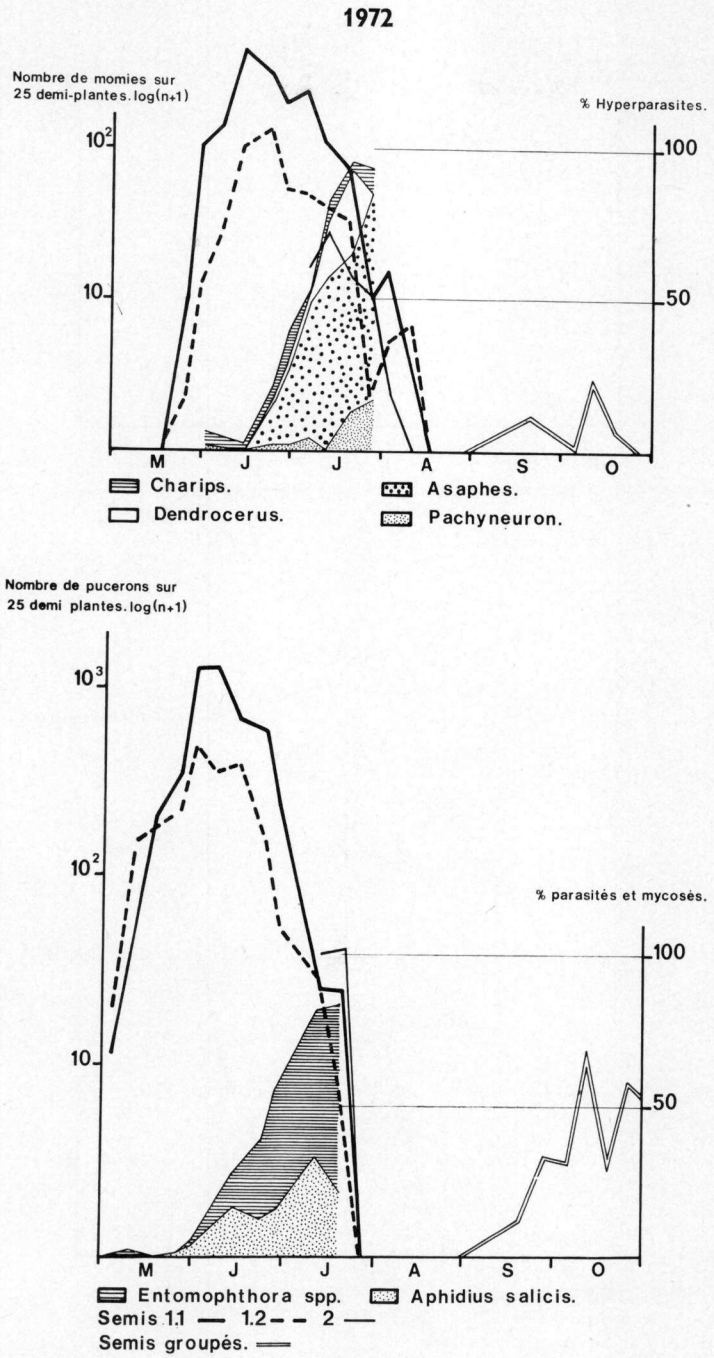


FIG. 2. — *Rennes 1972 : Evolution du nombre de* Cavariella aegopodii *Scop. sur 25 demi-plantes dans différents semis de carotte et du pourcentage de momies et de pucerons mycosés. Evolution du nombre de momies d'*Aphidius salicis *Hal. sur le même échantillon et du pourcentage de divers groupes d'hyperparasites.*

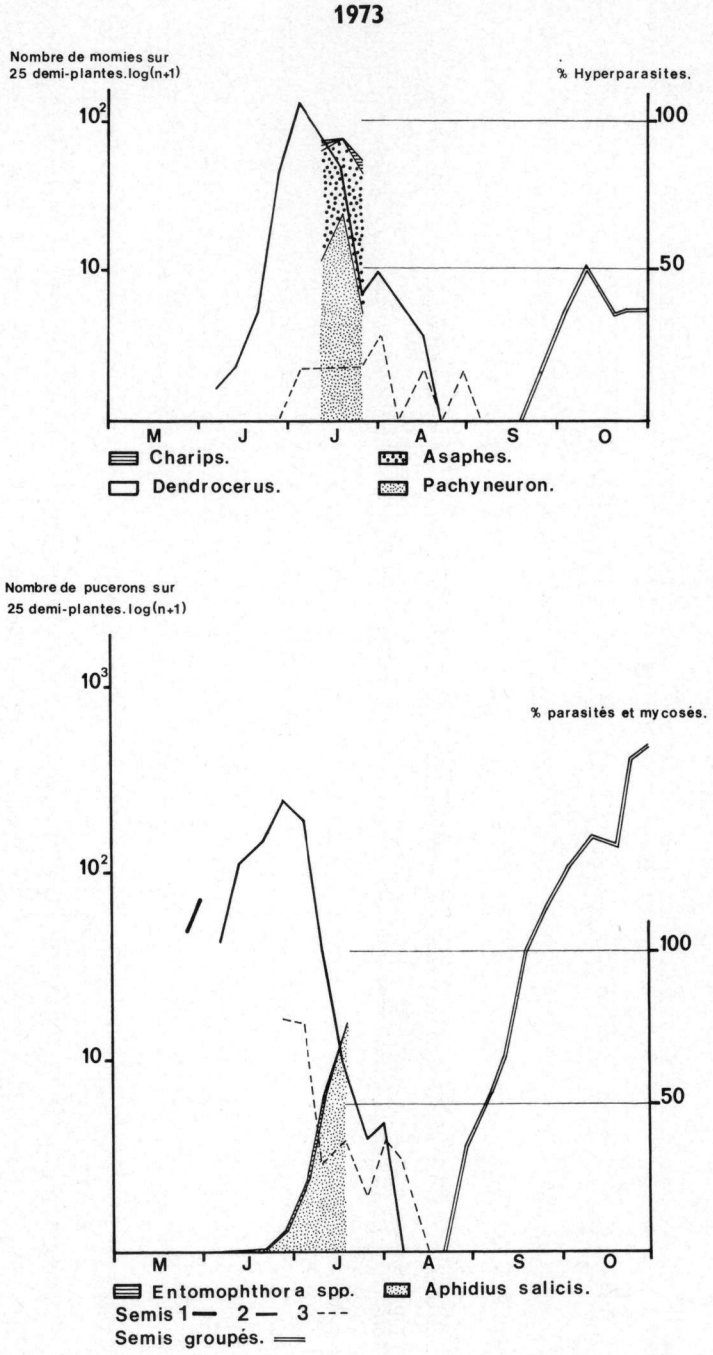


FIG. 3. — *Rennes* 1973 : *Evolution du nombre de* Cavariella aegopodii *Scop. sur* 25 *demi-plantes dans différents semis de carotte et du pourcentage de momies et de pucerons mycosés. Evolution du nombre de momies d'*Aphidius salicis *Hal. sur le même échantillon et du pourcentage de divers groupes d'hyperparasites.*

3.2. — *Développement de la maladie*

La figure 5 présente l'évolution des mycoses en 1971 et 1972. Au printemps les 1res mycoses sont décelées dans des populations d'importance variable : 6 à 60 individus

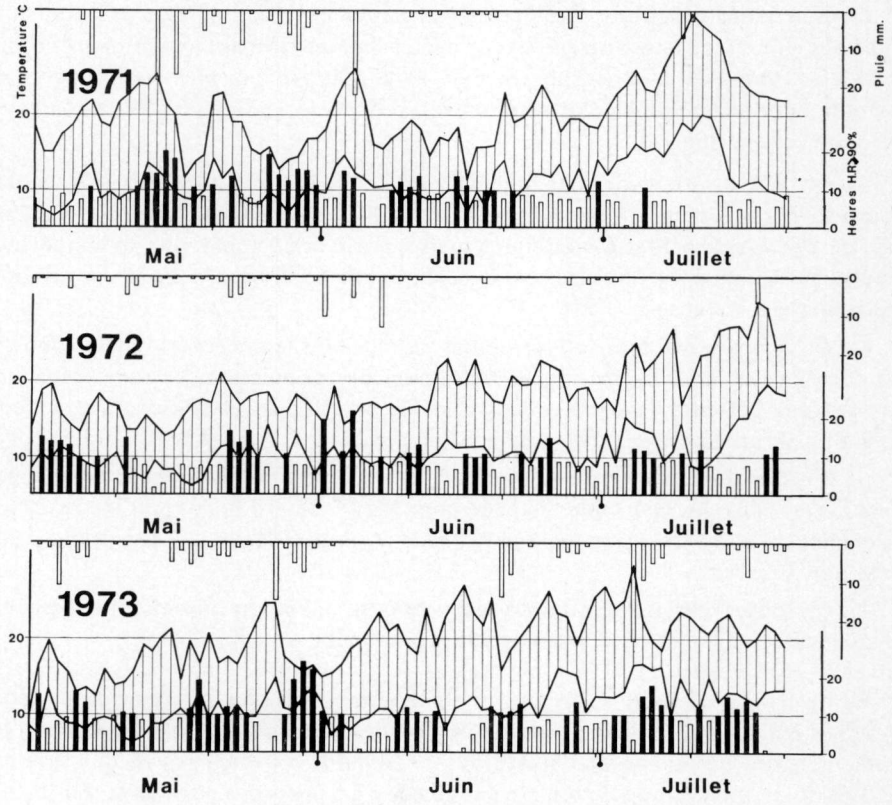


FIG. 4. — *Conditions climatiques à Rennes en* 1971, 1972 *et* 1973 :

— *Températures maximales et minimales ; précipitations ; nombre d'heures pendant lesquelles l'humidité relative est supérieure à* 90 p. 100 (*histogramme plein lorsque cette durée est égale ou supérieure à* 10 *h par jour*).

par pied. A l'automne, elles apparaissent lorsqu'il y a 8 aphides par pied. L'implantation des mycoses se fait graduellement et nos méthodes d'échantillonnage sont mal adaptées à mettre en évidence le début du processus. Le développement de la maladie est progressif, au contraire de ce que l'on observe habituellement sur *Aphis fabae* dans la même localité (Robert, Rabasse et Scheltes, 1973). Le fait que la carotte soit une plante basse à feuillage serré, qui conserve davantage l'humidité que la fèverole, n'est peut-être pas étranger à ce phénomène.

Les semis 1.1 et 1.2 ne diffèrent que par la population qu'ils portent. La maladie s'y développe « parallèlement » sur notre représentation graphique. Si, comme tout le laisse supposer, ces 2 semis sont soumis au même inoculum de départ, l'évolution de la mycose en phase enzootique est donc liée à la densité de pucerons. La population

est limitée à un niveau qui dépend de son importance initiale. Dans tous les cas, le nombre de pucerons sains diminue lorsque le taux de 10 pucerons mycosés/100 pucerons sains est atteint. Après le maximum des populations, le pourcentage de mycosés augmente plus ou moins : fortement dans le semis 1.1 (1971, 1972), plus faiblement dans le semis 1.2 en 1971, pas du tout dans le semis 1.2 en 1971.

Nous n'avons pas observé d'épizootie sur carotte. Nous avons examiné si les conditions climatiques nécessaires à leur déclenchement (Missonnier, Robert et Thoizon, 1970) : humidité relative supérieure à 90 p. 100 pendant plus de 10 heures par jour et températures maximales supérieures à 20 °C se sont présentées au cours de nos observations (fig. 4) :

— en 1971, il y a une période favorable du 2 au 5 juin, mais la mycose est à peine implantée à cette date (1 mycosé pour 10 plantes) ; les températures fraîchissent jusqu'au 19 avec de petites pluies et une hygrométrie importante, puis la température monte à 20 °C, mais le temps est sec. Exceptionnellement, nous n'avions pas observé d'épizootie sur *A. fabae* en 1971.

— en 1972, les mycoses sont présentes fin mai ; les températures restent fraîches jusqu'au 13 juin, date à laquelle la régression des populations est amorcée. Nous trouvons des périodes favorables les 16 et 17, puis les 24 et 25 juin. Sur *A. fabae*, l'épizootie se produit très tardivement : début juillet.

— en 1973, le semis 1 ayant été détruit, la maladie s'implante tardivement sur le semis 2. Des périodes favorables se présentent les 19, 22 et 23 juin, puis les 28-29 juin, déclenchant d'ailleurs l'épizootie sur *A. fabae*. A cette époque, *C. aegopodii* est déjà limité par *A. salicis*.

— ces observations ne contrediseent pas la définition climatique précédente des périodes favorables au démarrage des épizooties.

En hiver, (fig. 5) nous observons une enzootie stationnaire : les mycoses restent comprises entre 1 et 3 p. 100. Il s'agit d'une véritable forme de conservation de l'inoculum. Pendant l'automne et l'hiver 1971-1972, nous n'avons trouvé que quelques mycosés isolés, mais la population n'a pas dépassé 8,5 pucerons par plante. En 1972-73, les mycoses ont dépassé 3 p. 100 le 13 juin, ce qui correspond à une apparition également tardive sur la culture de 1973. En 1973-74, la maladie se développe du 13 novembre au 11 décembre, arrivant jusqu'à 7 p. 100, puis revient dans la fourchette 1-3 p. 100 jusqu'à la dernière observation, le 17 avril 1974.

4. — Limitation des populations

Nous avons remarqué dans la 1re partie de ce travail qu'après la période de croissance des populations, les courbes des semis 1.1, 1.2 et 2 (fig. 1, 2 et 3) se rejoignaient très rapidement pendant la période de régression, ce qui nous conduit à attribuer cette diminution à des facteurs extérieurs à la plante-hôte. Ceci ne signifie pas forcément que la chute des populations sera synchrone dans des semis échelonnés en grandes parcelles. Dans nos petites parcelles expérimentales, il y avait évidemment des échanges très actifs d'entomophages entre les semis. On peut remarquer à cet égard qu'en 1973, où le semis 1 a été détruit, la population de *Cava-*

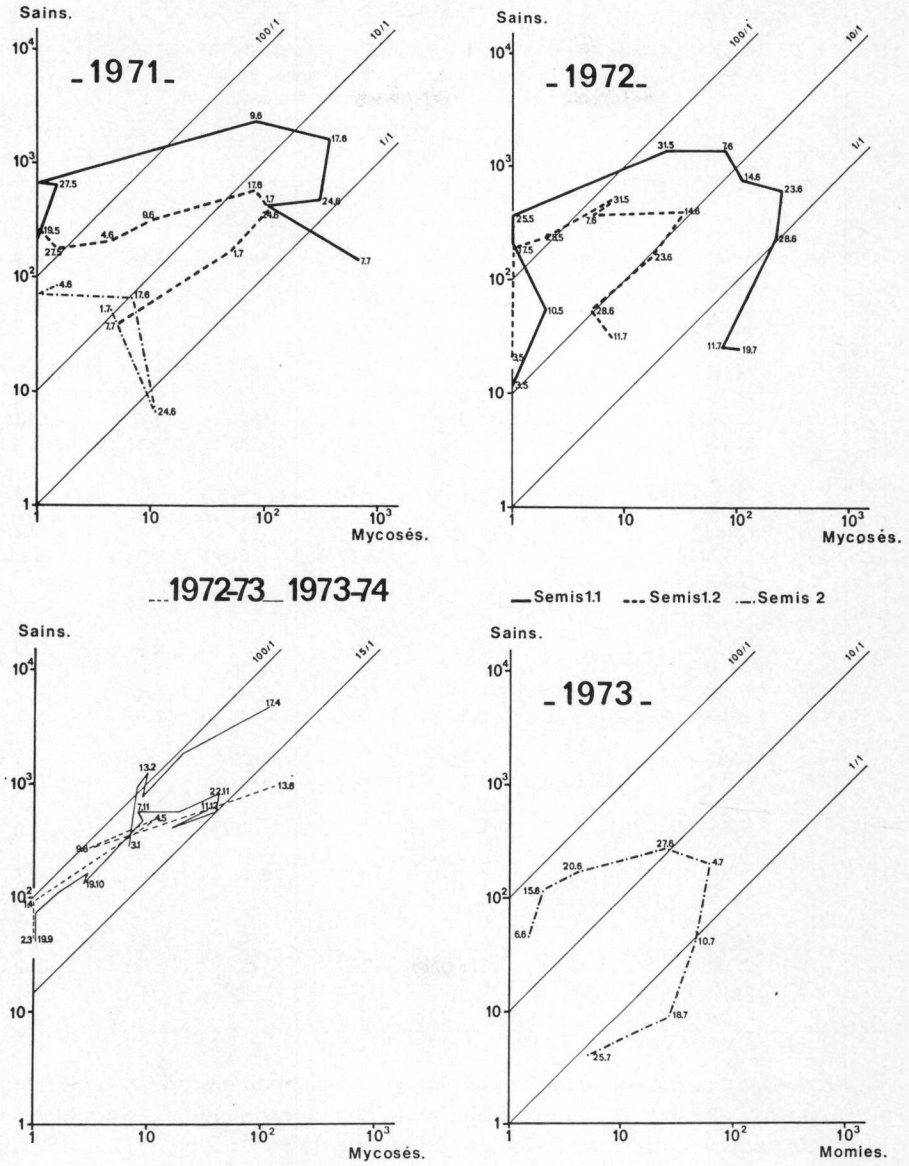


FIG. 5. — *Relations entre le nombre de pucerons sains et le nombre de pucerons mycosés en* 1971 *et* 1972 *et pendant l'automne et l'hiver* 1972-1973 *et* 1973-1974. *Relation entre le nombre de pucerons sains et le nombre de momies en* 1973.

riella dans le semis 2 disparaît de nos dénombrements légèrement plus tard qu'en 1971 et 1972.

Il est toujours difficile de faire la part des différents facteurs de mortalité sans véritable étude de dynamique des populations. Considérons cependant dans le tableau 3 les éléments dont nous disposons pour expliquer la régression des populations dans les différentes conditions d'observation.

TABLEAU 3

Nombre de Cavariella aegopodii *Scop. (C. A.), de momies d'*Aphidius salicis *Hal. (MOM.), de pucerons mycosés (MYC.) et pourcentage de nymphes (p. 100 NY.) sur 25 demi-plants de carotte lors du maximum des populations*

Année	Semis						
1971		Dates	4.6	9.6	17.6	24.6	1.7
	1.1	MYC.	0	87	386	303	105
		MOM.	28	27	41	32	36
		C. A.	647	2 428	1 699	475	420
		p. 100 NY.	4,8	4,1	6,4	7,6	3,8
	1.2	MYC.	4	10	81	110	49
		MOM.	11	33	43	37	60
		C. A.	207	320	587	402	168
		p. 100 NY.	0,7	3,3	4,1	4,7	5,4
	2.	MYC.	1	0	6	11	3
		MOM.	0	1	1	8	17
		C. A.	83	70	64	7	54
		p. 100 NY.	0	0	0	0	5,6
1972		Dates	31.5	7.6	14 .6	23.6	28.6
	1.1	MYC.	23	79	107	249	225
		MOM.	48	63	171	121	82
		C. A.	1 336	1 358	734	608	237
		p. 100 NY.	0,4	8,3	11,3	8,9	5,9
	1.2	MYC.	7	4	34	17	4
		MOM.	7	15	54	59	27
		C. A.	513	377	402	155	56
		p. 100 NY.	0,4	3,3	4,5	5,2	0
1973		Dates	6.6	13.6	20.6	27.6	4.7
	2.	MYC.	0	1	0	1	5
		MOM.	0,5	1	3	13	59
		C. A.	45	128	162	271	200
		p. 100 NY.	0	0,8	7,1	1,5	0,8

Dans tous les cas, il existe une certaine formation de nymphes ; il ne s'agit jamais d'une émigration massive, qui puisse à elle seule expliquer la chute des populations. Sur les faibles populations atteintes début juillet dans le semis 2 en 1971 et 1973, *A. salicis* est le facteur de mortalité prépondérant. En 1972, sur les semis 1.1 et 1.2, les Aphidiides et les *Entomophthora* se sont développés ensemble. En 1971, sur les mêmes semis, le nombre de momies n'augmente plus après le 17 juin et ce sont finalement les *Entomophthora* seules qui agissent sur la population. Ce blocage de l'action des parasites est probablement dû au coup de froid du 16 juin, totalement inhabituel à cette époque (le 16 juin : température moyenne de 8,2 °C et minimale de 4,2 °C ; le 18 juin : température minimale de 5,3 °C). L'évolution du nombre de momies (sauf en 1971) ou de pucerons mycosés est plus rapide que celle du nombre de pucerons vivants (fig. 5). La régression des populations de *C. aegopodii* correspond donc bien à une limitation par des agents biologiques.

Conclusion

Comme dans le cas de *Capitophorus horni* Börner sur artichaut (Robert, Rabasse, Rouze-Jouan, 1972), nous constatons que *C. aegopodii* est limité en Bretagne d'une part par un Aphidiide, qui est toujours présent, mais plutôt efficace sur des populations faibles, d'autre part par plusieurs espèces d'*Entomophthora*. Dans le centre de l'Angleterre, Dunn (1965) attribue le déclin des populations à la formation d'ailés ; les parasites et les larves de Syrphes ne sont efficaces que lorsque ce déclin est amorcé ; les champignons pathogènes n'apparaissent que tardivement, au cours d'une seule des 6 années d'observation.

Les 1res momies d'*Aphidus salicis* apparaissent très régulièrement fin mai, c'est-à-dire que le parasitisme débute très vite après l'apparition des premiers pucerons sur la plante. Il semble que ce parasite joue un rôle d'autant plus important par rapport aux maladies, que le semis est plus tardif.

Les Pteromalides sont les hyperparasites les plus importants, comme nous l'avons également observé sur *Lysiphlebus fabarum* Marsh parasitant *Aphis fabae* Scop. sur féverole. Sur *Aphidius matricariae* Hal. parasitant *C. horni* sur artichaut (*loc. cit.*), *Charips tscheki* Gir. était le plus abondant.

La carotte semble être située dans une strate favorable au développement des *Entomophthora*, puisque nous avons pu observer 4 espèces différentes sur *C. aegopodii*, la formation de spores durables, ainsi que le maintien régulier de la mycose pendant l'hiver sur la fraction anholocyclique de la population. La maladie progresse régulièrement à partir de fin mai-début juin, limitant efficacement les pucerons. Nous n'avons pas trouvé d'épizooties, mais il semble que les conditions climatiques favorables à ce type de développement de la maladie apparaisse trop tard, alors que les populations de pucerons ont déjà amorcé leur régression.

Les 3 années, il y a une limitation biologique progressive, ce qui signifie que les populations maximales atteintes, ainsi que le dégât direct supporté par la carotte, seront d'autant plus importants que le semis sera précoce ou hâté.

Reçu pour publication en juin 1977.

Remerciements

Les auteurs remercient vivement les personnes suivantes pour leurs identifications : P. Dessart (Bruxelles, *Megaspilidae*) ; F. Barbotin (P. V. Poitiers, *Cynipidae*) ; V. Delucchi (Zürich, *Pteromalidae*) ; C. A. Dedryver (E.N.S.A. Rennes, Entomophthorales) ; G. Iperti (I.N.R.A. Antibes, *Coccinellidae*) et J. P. Lyon (I.N.R.A. Antibes, *Syrphidae*), ainsi que P. Stary (Prague) pour des précisions concernant certains Aphidiides.

Summary

Cavariella aegopodii *Scop.* (Hom. Aphididae) *on carrots in Western France. II. — Natural control by parasites* (Hym. Aphidiidae) *and fungi* (Entomophthora *spp.*).

Cavariella aegopodii is present all aroud the year on carrot in Brittany and rapid multiplication can be observed on early sowings. This study makes the inventory of natural enemies, mainly hymenoptera parasites and diseases due to entomophthora. Ecology of natural agents is specified, also the manner in which the populations of aphids are limited on spaced sowings.

Références bibliographiques

BIGNELL G. C., 1901. The *Ichneumonidae* (Parasitic flies) of South Devon. Part. II. *Braconidae*. — *Rep. Trans. Devon Ass. Advnt. Sc.*, **33,** 657-692.

BRUNEL E. et RABASSE J. M., 1977. *Cavariella aegopodii* Scop. (Hom., *Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. I. Biologie et évolution des populations. *Ann. Zool. Ecol. anim., 9,* 469-480.

DESSART P., 1972. Révision des espèces européennes du genre *Dendrocerus* Ratzeburg, 1852 (*Hymenoptera, Ceraphronoidea*). *Mem. Soc. Belg. Entomol.*, **32,** 310 pp.

DUNN J. A., 1965. Studies on the aphid, *Cavariella aegopodii* Scop., I. On willow and carrot. *Ann. Appl. Biol.*, **56,** 429-438.

GRAHAM M. W. R., 1969. The *Pteromalidae* of North-Western Europe (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol. Suppl.*, **16,** 908 pp.

HOFFER A., STARY P., 1970. A review of biologies of palaearctic *Aphidencyrtus* species (*Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae*). *Studia Entomol. Forestalia*, **1,** 81-95.

MACKAUER M., 1968. *Aphidiidae, in* : Ferrière C. et Van der Vecht, *Hymenopterorum Catalogus.* 3e partie, W. Junk, The Hague, 103 pp.

MACKAUER M., STARY P., 1967. Hym. *Icheumonoidea.* World *Aphidiidae*, in Delucchi V. et Remaudière G. : *Index of Entomophagous insects.* Le François, Paris, 195 pp.

MARSHALL T. A., 1901. Les Braconides, *in* : E. André, *Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie.* Bouffaut Frères, Paris, **5,** 635 pp.

MICHEL M. F., 1972. Contribution à l'étude bioécologique des Aphelinides aphidiphages (Hym., *Chalcidoidea*). Thèse, Paris, 124 pp.

MISSONNIER J., ROBERT Y., THOIZON G., 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à Entomophthorales chez 3 aphides, *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Borner et *Myzus persicae* Sulz. *Entomophaga*, **15,** 169-190.

PETERSEN B., 1956. *Hymenoptera, in* : *The Zoology of Iceland*, **3,** parties : 49-50. E. Munksgaard, Copenhagen et Reykjavik, 176 pp.

QUILIS PEREZ M., 1931. Especies nuevas de *Aphidiidae* espanoles (*Hym. Brac.*) *Eos.*, **7,** 25-84.

RABASSE J. M., ROBERT Y., 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. II. Incidence des mycoses à *Entomophthora* sur les populations des hôtes primaires et de la féverole de printemps. *Entomophaga*, **20,** 39-63.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1972. Régulation naturelle des populations de *Capitophorus horni* Borner (Hom., *Aphididae*) par Hyménoptères *Aphidiidae* et Entomophthorales. *Entomophaga*, **17,** 59-69.

ROBERT Y., RABASSE J. M., SCHELTES P., 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. I. Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. *Entomophaga*, **18,** 61-75.

STARY P., REMAUDIÈRE F. et LECLANT F., 1971. Les *Aphidiidae* (Hym) de France et leurs hôtes (Hom., *Aphididae*). *Entomophaga, Mém. H. S.* **5,** 72 pp.

TAKADA H., 1968. *Aphidiidae* of Japan (*Hymenoptera*). *Insecta Matsumurana*, **30,** 67-124.

TAKADA H., 1973. Studies on aphid hyperparasites of Japan. I. Aphid hyperparasites of the genus *Dendrocerus* Ratzeburg occuring in Japan (*Hymenoptera* : *Ceraphronidae*). *Insecta Matsumurana N. S.* **2,** 1-37.

TREMBLAY E., 1975. Le specie del genere *Trioxys* Hal. (*Hymenoptera, Ichneumonoidea*) parasite di afidi del genere *Cavariella* del Guer. (*Homoptera, Aphidoidea*) *Boll. Lab. Entomol. Agr. Filippo Silvestri*, **32,** 3-12.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 497-505.

L'élevage des coléoptères *Carabidae* : dans la perspective d'une multiplication de masse

J. C. MALAUSA

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I.N.R.A.,
06602 Antibes

Résumé

Nous nous sommes attachés à préciser certaines techniques utilisées pour élever les Coléoptères Carabiques. Elles jouent un rôle important dans la perspective d'une multiplication de masse de ces insectes. Le volume minimum des enceintes d'élevage comme la diminution du temps des manipulations ouvrent déjà des perspectives intéressantes dans ce domaine. Le maintien permanent des souches de ces coléoptères fait également l'objet d'une étude.

L'élevage des Carabiques s'avère souvent difficile à réaliser, surtout quand il s'agit de les maintenir durant plusieurs générations. La longueur des cycles, l'apparition d'arrêts d'activité très durables et l'existence de mécanismes physiologiques inconnus en constituent les principaux obstacles.

Certains auteurs ont abordé ce sujet ; parmi eux citons Fradois (1948), Raynaud (1968), Lapouge (1904) pour les espèces du genre *Carabus*, Thiele (1961, 1968) pour les *Pterostichus* et quelques autres genres de coléoptères carabiques.

Les rendements de ces élevages se situent en général à un très faible niveau. Certaines espèces restent même impossibles à élever, dans l'incapacité où l'on se trouve d'obtenir les pontes ou de maintenir en vie des larves jusqu'à la nymphose, essentiellement pour des raisons alimentaires. Burgess (1911) et Scherney (1957) obtiennent certes de meilleurs résultats, mais ils placent les insectes dans des conditions naturelles et non au laboratoire. Hormis chez ces 2 auteurs, les autres méthodes varient surtout par certains détails et les difficultés rencontrées restent souvent les mêmes : l'alimentation, la manifestation des arrêts d'activité, la nécessité d'isoler des individus, la difficulté de se procurer dans la nature des insectes fertiles aux époques les plus favorables au déroulement de leur cycle. Bien des points restent obscurs et les différentes méthodes successivement employées n'ont guère permis d'augmenter de façon notable le rendement de telles unités de production depuis les 1ers essais tentés. Aussi, ne pouvait-on envisager jusqu'à présent que l'obtention d'un nombre relativement restreint d'individus, sans parler de multiplication massive de ces prédateurs.

Les techniques d'élevage adoptées au laboratoire de la Station de Zoologie d'Antibes (I.N.R.A.) découlent de la réunion des conditions les plus favorables définies par les auteurs précédemment cités et d'expériences personnelles antérieures.

A. — Les techniques d'élevage des espèces étudiées

1. — *L'élevage des adultes*

Les adultes sont maintenus par couples isolés (pour les besoins de l'expérimentation) ou groupés (pour la conservation des souches). Dans le 1er cas, on les élève dans des boîtes en polystyrène de dimension 11 × 25 × 8 cm (ref. Mino Gaillard nº 3013), le couvercle possède de larges ouvertures grillagées et favorise une aération importante dans le but d'empêcher la formation trop rapide de moisissures.

Le substrat se compose de terre de bruyère tamisée à la maille de 2 mm, humidifiée sous le couvert d'un morceau de mousse fraîche et maintenue assez sèche sur la surface laissée libre pour faciliter le déplacement et l'alimentation des insectes. Cette précaution évite le dépôt de particules de terre fine humide sur les appendices des insectes (elles s'avèrent par la suite toujours difficiles à se décoller). Les femelles déposent généralement les œufs sous la mousse dans le sol ; On y laisse donc une épaisseur de terre plus importante (3 cm environ) (fig. 1).

FIG. 1. — *Bac d'élevage pour un couple de Carabus.*

Comme alimentation, la fourniture de proies vivantes comme les escargots, les lombrics, les chenilles et les autres larves d'insectes ne s'avère pas indispensable pour assurer la nourriture des adultes. L'alternance d'une alimentation carnée (viande bovine, foie, rate) et d'une nourriture à base de fruits divers (pommes principalement) à raison seulement de 2 approvisionnements par semaine convient fort bien à l'élevage des insectes. Certains auteurs préconisent toutefois une surveillance quotidienne des bacs d'élevage afin d'éliminer rapidement toute trace de moisissures et de déchets. Cette pratique ne peut être envisagée si l'on souhaite réaliser une production plus importante de Carabes. D'ailleurs, on a procédé durant 2 années successives au remplacement de la nourriture 2 fois par semaine sans affecter la bonne tenue des élevages. Il a fallu, bien entendu, prendre quelques précautions pour maintenir la propreté des bacs : on place la nourriture sur une coupelle en polystyrène afin de l'isoler du substrat. Une précaution supplémentaire est prise : elle tient compte du volume de la nourriture à prodiguer. Dans la mesure du possible, on place juste la quantité nécessaire pour éviter l'accumulation de déchets dans le bac. Pour estimer le volume de la ration, on se base sur certaines données déjà acquises ; au moment de sa pleine activité, un adulte du genre *Carabus* consomme au plus 1 cm^3 de nourriture tous les 2 jours. Toutes ces améliorations contribuent à rendre les manipulations moins fréquentes et moins fastidieuses.

La température de 20 °C donne en période d'activité et de reproduction des adultes, les meilleurs résultats ; les accouplements et les pontes s'opèrent normalement chez toutes les espèces étudiées. En hiver, les insectes sont maintenus inactifs à des températures qui varient entre 2 et 5 °C selon l'espèce considérée. Dans les conditions naturelles, les insectes sont placés sous abri, dans un endroit frais, jamais exposé au soleil. On choisit la durée de la photopériode selon le but recherché et le type de développement suivi par l'espèce. Nous ne sommes pas favorables au maintien des insectes dans des bacs opaques comme le préconisaient certains auteurs. En effet, les carabes, en majorité univoltins, sont très sensibles aux variations saisonnières de la photopériode qui constitue un important facteur de régulation du cycle reproductif avec la température moyenne. D'ailleurs ces 2 facteurs externes jouent le plus grand rôle sur leur dormance.

L'humidité doit rester en permanence élevée. L'arrosage bi-hebdomadaire de la mousse permet non seulement de maintenir une hygrométrie convenable mais offre également à ces insectes le moyen de s'abreuver grâce aux gouttelettes d'eau éparpillées sur la mousse.

2. — *Récolte et incubation des œufs*

Dans la nature, il existe généralement une seule période de ponte chez les femelles de *Carabus* (parfois une 2e), plus ou moins longue suivant les espèces. Selon le type de développement de l'espèce observée, la période de ponte intervient au printemps ou en automne. Durant ces époques, il est possible, soit de prélever les œufs enterrés dans le sol, à l'intérieur d'une petite loge façonnée par l'extrémité abdominale de la femelle, soit d'attendre l'éclosion des larves et leur apparition à la surface du sol. Plus fréquemment, nous employons la 1re méthode malgré les manipulations et les précautions qu'elle nécessite. La seconde possibilité favorise au contraire un cannibalisme important chez les jeunes larves et les pertes atteignent parfois des proportions

catastrophiques. Chez *Carabus auratus* L., une seule larve peut dévorer toutes ses congénères issues de la même séquence de ponte. Cela peut représenter de 10 à 20 larves du 1er stade.

Pour récolter les œufs (1 fois par semaine si l'on désire maintenir des souches et tous les 2 ou 3 jours si l'on étudie la phénologie de la ponte), on fouille la terre cm^3 par cm^3 avec une petite spatule et on transfère les œufs ainsi découverts avec un pinceau très fin jusque dans une petite cuillère pour les porter dans un récipient d'incubation (fig. 2). Il s'agit d'une boîte en polystyrène (ref. Mino Gaillard nº 3189) à 20 compartiments d'une taille de 3 × 2,5 × 2 cm chacun. Le fond se trouve recouvert de sable très fin humidifié. On dépose chaque œuf isolément dans une petite dépression faite dans le sable avec le bout du doigt. Aucune aération n'est prévue et l'on place les boîtes à l'obscurité, ceci afin d'imiter les conditions auxquelles sont soumis les œufs contenus dans les logettes de ponte trouvées dans la nature. On maintient la température à 20 °C ± 1 °C. La réalisation d'un isolement au moment de l'éclosion des larves évite le désagrément d'un cannibalisme intraspécifique.

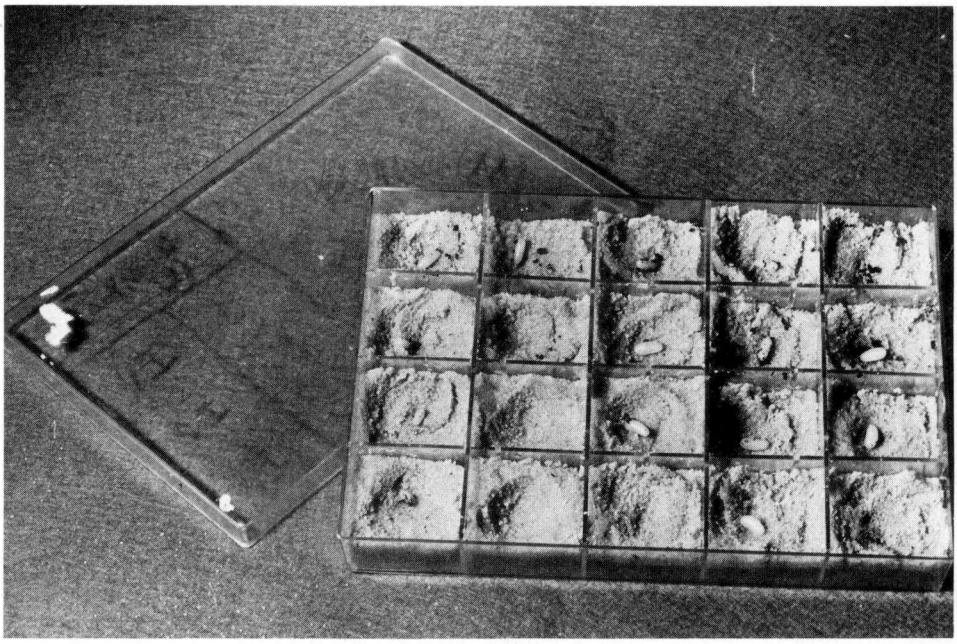


FIG. 2. — *Boîte d'incubation des œufs de Carabus.*

3. — *Elevage des larves*

Ce cannibalisme nous oblige à isoler les larves pendant tout leur développement. On les place dans des boîtes cyclindriques en polystyrène (fig. 3) de 9 cm de diamètre sur 12 cm de hauteur (ref. Mino Gaillard nº 3056) à l'intérieur desquelles on introduit un mélange de terre de bruyère et de sable fin humide que l'on doit légèrement tasser. L'épaisseur de ce substrat doit atteindre 7 cm pour obtenir un développement larvaire (3 stades) et nymphal normal.

FIG. 3. — *Loge d'élevage d'une larve de Carabe.*

L'aération assurée grâce à des trous percés sur le couvercle évite la condensation et la dessication rapide du substrat dont l'arrosage trop abondant risquerait de porter préjudice aux larves en train de muer et aux nymphes particulièrement vulnérables. Un morceau d'écorce est placé sur le substrat pour permettre à la larve de se cacher durant la photophase et éventuellement effectuer, chez certaines espèces, les 2 mues larvaires ; la mue nymphale se produit exclusivement une fois l'insecte complètement enterré. Pour observer les activités souterraines des larves et leur nymphose, on entoure la boîte d'un cache amovible en carton noir fin. Fréquemment, la larve vient creuser les galeries et la loge nymphale le long de la paroi transparente du récipient. On peut ainsi suivre le développement complet de l'insecte (Armand 1975).

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est nécessaire de fournir exclusivement des proies vivantes comme alimentation ; les succédanés alimentaires couramment utilisés pour nourrir les adultes provoquent chez les larves, des suralimentations fatales suivies de bactérioses. Selon l'espèce élevée, la nourriture des larves doit se composer d'escargots (d'une taille proportionnelle à celle du prédateur afin d'éviter

son engluement), de lombrics, de limaces ou de larves d'insectes. Comme chez les adultes, on renouvelle la nourriture 2 fois par semaine.

Les Carabes brévimandibulaires selon la classification de Lapouge (1929-1932), s'alimentent essentiellement d'insectes et ne sont pas adaptés à se nourrir d'escargots dont ils viennent rarement à bout (*Carabus auratus* L. et *Carabus nemoralis* Mull. par exemple). On peut leur fournir des lombrics, des asticots ou des chenilles de Noctuelles. Certaines chenilles de lépidoptères s'avèrent indispensables au développement de quelques carabiques comme *Calosoma sycophanta* L. (Dussaussoy, 1963). Les Carabes longimandibulaires dont l'évolution tend vers un effilement de l'avant du corps sont héliciphages. Il s'agit des larves les plus faciles à élever. Pour y parvenir on place une dizaine d'escargots dans la loge avec un morceau de pomme verte sur le substrat. Ce fruit présente le double avantage d'assurer à lui seul une longue survie aux escargots et de les attirer à portée du prédateur alors qu'ils auraient tendance à se coller sous le couvercle (Armand, 1975).

La température de 20 °C convient parfaitement au développement des larves d'été. Pour les larves hivernantes, la température de 5 °C maintenue durant plusieurs mois favorise la poursuite de leur développement et l'obtention de la nymphose dès le retour à 20 °C : ce temps d'exposition aux basses températures dépend de l'espèce et de son type de dormance. Les photopériodes semblent n'avoir aucun effet sur le développement larvaire des espèces élevées.

B. — Essais d'augmentations de la production des élevages

Durant 2 années consécutives, nous avons tenté de faire varier quelques facteurs qui touchent à l'espace vital des insectes ; ce dernier devient une contrainte quand on souhaite réaliser un élevage d'un volume plus important.

Si l'on place des larves dans des boîtes compartimentées en casiers de dimensions réduites (fig. 4), on constate que celles-ci parviennent à se nymphoser et à donner des adultes normaux. La dimension de chaque compartiment est de $8 \times 6 \times 7$ cm et l'espace laissé entre la surface du substrat et le couvercle ne dépasse pas 1 cm de hauteur ; cela favorise la rencontre du prédateur avec ses proies malgré un nombre plus limité de ces dernières. L'utilisation de boîtes à casiers, très faciles à manipuler, permet d'envisager leur agencement en tiroirs superposables afin de produire un nombre plus important d'insectes.

Ces expérimentations d'élevage dans des volumes très réduits, prouvent que l'espace vital nécessaire à une larve ne constitue pas jusqu'à une certaine limite un facteur limitant comme le dit Fradois (1948). Ces essais ont été effectués sur des larves à développement court et à développement long. Les résultats sont identiques à ceux obtenus avec des larves élevées dans les boîtes plus grandes normalement utilisées.

Dans d'autres expériences, nous avons réduit à l'extrême la dimension des loges d'élevage des larves, dans lesquelles plus aucune des conditions préalablement indiquées ne se trouve respectée ; aussi place-t-on de jeunes larves du premier stade de *C. auratus* dans de petites boîtes rondes en polystyrène de 4 cm de diamètre sur 1 cm de haut seulement (un trou grillagé ménagé sur le couvercle permet une bonne aération). L'humidité est conservée à l'aide d'un simple morceau de coton hydrophile imbibé d'eau, et les proies sont introduites tous les 2 jours dans la boîte sans substrat. Les résultats obtenus semblent intéressants car la nourriture plus facilement accessible a

FIG. 4. — *Casiers d'élevage des larves de Carabes.*

permis une croissance plus rapide des larves qui réalisent des mues normales à même le polystyrène jusqu'au 3e stade ; pour cette espèce cette dernière étape s'avère même plus difficile à réaliser dans les conditions habituelles d'élevage. Le tableau 1 fournit une image des différentes observées à partir de 20 individus élevés depuis le 1er stade larvaire.

TABLEAU 1

Durée moyenne des stades L1 et L2 de C. auratus *en fonction des dimensions des enceintes d'élevage*

Stades	Conditions habituelles d'élevage	Elevage en enceintes réduites
L1	13,0 j	9,0 j
L2	10,2 j	9,5 j

Evidemment, dans ces conditions exiguës, il n'est pas possible d'obtenir la nymphose ; le transfert des L3 dans des boîtes qui renferment l'épaisseur suffisante de terre s'avère nécessaire. Cette méthode est particulièrement intéressante dans le cas où l'on désire obtenir une évaluation précise de la durée du cycle préimaginal et celle de différents stades évolutifs ; en effet, les mues ne peuvent alors se produire sous terre. Elle rend également plus commode la production massive de larves dans un espace très réduit et facilite la poursuite d'études ou la réalisation de lâchers à ce stade ; dans ces dernières circonstances, l'obtention des imagos parfaits devient superflue.

En résumé, les méthodes précédemment décrites permettent d'augmenter le rendement de la production des carabiques tout en diminuant l'espace et le temps

nécessaire à leur obtention, par une réduction de leur durée de développement (sans oublier la réduction des durées de dormance qui fera l'objet d'une note ultérieure).

C. — L'élevage de plusieurs générations successives : le maintien des souches

Dans ce domaine, beaucoup de points restent à éclaircir. Peu d'auteurs fournissent de renseignements sur ce sujet. Parmi les difficultés rencontrées lors de la réalisation de ces élevages, la plus importante reste la méconnaissance des facteurs qui régissent les phénomènes de dormance. Dans les conditions naturelles, ces arrêts d'activité peuvent dépasser 6 mois.

Au laboratoire, l'obtention de résultats très décevants a rebuté de nombreux chercheurs attachés à compléter leurs observations biologiques par la conduite d'élevages souvent réalisés dans ce but. De telles tentatives de production continue n'ont pratiquement jamais dépassé la 2^{e} ou 3^{e} génération. Il s'avérait impossible de parler d'un réel maintien de souches chez les coléoptères carabiques.

Les circonstances les plus favorables pour y parvenir consistent, évidemment, à placer les insectes dans les conditions naturelles et à les faire hiverner à l'extérieur comme nous l'avons précédemment précisé. Par ce procédé, on constate, au printemps suivant, la reprise d'une activité reproductrice souvent normale.

Expérimentalement, on parvient de mieux en mieux à maîtriser les facteurs extérieurs responsables des arrêts d'activité. Ainsi a-t-on déterminé, pour une dizaine d'espèces de Carabes de printemps, les conditions et les durées d'exposition minimum à de faibles températures favorables à la reprise de reproductions normales et à l'obtention d'une descendance viable. Indépendamment de la saison, on arrive actuellement à obtenir plusieurs cycles complets par an dans des conditions de laboratoire.

Chez les insectes actifs, nous utilisons des techniques identiques à celles employées pour des couples isolés. Les bacs d'élevage (réf. Mino Gaillard, n^{o} 3290) sont alors plus grands (28 $\times$ 29 $\times$ 9 cm) de façon à pouvoir regrouper plusieurs couples ; nous avons d'ailleurs remarqué que ce regroupement favorise souvent la reproduction. Selon l'espèce on peut introduire dans ces boîtes de 2 à 5 couples ; certaines d'entre elles comme *C. auratus* manifestent un fort cannibalisme lorsque la densité devient trop importante.

Nous récoltons les œufs 1 fois par semaine en période de ponte. Nous procédons également à l'isolement des larves car leur élevage groupé donne de très mauvais résultats. Pour y parvenir, il faudrait utiliser des bacs d'élevage très volumineux de 1 m^{3} environ, placés à l'extérieur (Fradois, 1948). Cela ne correspond pas du tout au but recherché. L'emploi de tiroirs divisés en casiers individuels, comme nous l'avons décrit précédemment, constitue dans ce cas la meilleure solution à envisager.

Les imagos parfaits immatures restent dans leurs loges nymphales une huitaine de jours et apparaissent ensuite sur le substrat. Ils sont conservés isolés 1 mois dans ces mêmes enceintes où l'on ajoute un peu de mousse et une alimentation normale ; en effet, ces insectes encore mal sclérotinisés se dévorent entre eux si on les met ensemble aussitôt après leur émergence. On procède à leur regroupement juste avant leur entrée en repos.

Le nombre d'individus à conserver dépend de la fécondité de l'espèce. Une dizaine de couples suffisent en général pour maintenir une souche. Les effets de la

consanguinité demeurent mal connus chez ces coléoptères. Aussi pour une même espèce maintient-on les adultes en 3 lignées différentes dont on sépare la descendance en mâles et femelles. La formation de nouveaux couples parentaux pour la génération suivante est toujours réalisée par la combinaison entre mâles et femelles non issues du même lot.

Conclusions

Les méthodes d'élevage indiquées diffèrent le plus souvent de celles déjà publiées par l'acquisition ou la modification de certains éléments ; ces dernières ont précisément contribué à obtenir non seulement de meilleurs résultats mais également à offrir la possibilité de multiplier un nombre bien plus élevé de carabiques. Une étude un peu plus approfondie des phénomènes de dormance (Malausa, sous presse) nous a également permis d'augmenter le nombre de générations annuelles, en raccourcissant les durées de ces arrêts d'activité, voire en les supprimant.

Actuellement, à la Station de Zoologie d'Antibes, l'élevage des *Carabidae* ne constitue plus un facteur susceptible de limiter l'étude de la biologie de ces insectes ; le stade de la simple production a largement été dépassé pour certaines espèces dont on connaît bien désormais le cycle de développement.

Summary

The rearing of Carabidae : *outlook on mass rearing*

This study gives precise details about some technics used to rear Carabid-beetles (*Coleoptera-Carabidae*).

They have an important effect upon an eventual mass-rearing of these insects. The smaller capacity of the breeding-box and the reduction of handling-time provide interesting results in this way.

An other subject is related about the possibility to maintain permanent strains of these beetles.

Références bibliographiques

ARMAND J., 1975. Note à propos des élevages de Carabes. *Cahier de liaison de l'O.P.I.E.*, **16,** 11-27.

BURGESS A. F., 1911. *Calosoma sycophanta* : its life history, behavior, and successful colonization in New-England. *U.S.D.A. Ent. Bull.* (N. S.) 101, 94 pp.

DUSSAUSSOY, G., 1963. Observations sur le comportement de *Calosoma sycophanta* en élevage. *Rev. Pathol. vég. Ent. Agric. France*, **42** (1), 53-65.

FRADOIS, H., 1948. L'élevage des Carabes. *Entomologiste*, **4** (1), 1-7.

LAPOUGE, G. de, 1904. Méthodes d'élevage des lavres de Carabes. *Bull. soc. Scientif. Méd. Ouest*, 4e trim. 1904, 1-15.

LAPOUGE, G. de et VACHER, 1929-1932. Genera Insectarum. *Coleoptera, Adephaga, Carabidae. Quatre bras, Tervueren* (Belgique), **I-IV,** 1-747.

MALAUSA, J. C. Etude écophysiologique de la diapause hivernale des imagos de *Chaetacarabus intricatus* L. (*Coleoptera Carabidae*) (sous presse).

MALAUSA, J. C. Etude des dormances intervenant dans le cycle de développement de *Procrustes coriaceus* L. (*Coleoptera, Carabidae*) (sous presse).

RAYNAUD, P., 1968. Elevage de *Carabus* (Col. *Carabidae*). *Entomologiste*, **24** (3), 61-65.

SCHERNEY, F., 1957. Der biologische Wirkungseffekt von Carabiden der Gattung *Carabus* auf Kartoffelkäferlarven. *Verhand. Int. Pflanzenschutz-Kongr. Hamburg*, **1,** 1035-38.

THIELE, H. U., 1961. Zuchtversuche an Carabiden, ein Beitrag zur ihrer Okologie. *Zool. Anzeiger*, **167,** 431-442.

THIELE, H. U., 1968. Zur Methode der Laboratoriumszucht von Carabiden. *Decheniana*, **120** (1/2), 335-341.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 507-514.

Evolution pondérale du parasite *Phryxe caudata* (*Diptera Tachinidae*) au cours de la pupaison et pendant la vie intrapupaire à la suite d'un raccourcissement expérimental de la période d'alimentation

B. DELOBEL

Laboratoire de Biologie I.N.S.A. I.N.R.A.,
20, rue Albert-Einstein
69621 Villeurbanne Cedex

Résumé

La Tachinaire *Phryxe caudata* a été prélevée de son hôte avant la fin de son développement larvaire. L'évolution pondérale avant, puis après la pupaison a été suivie. Il existe des relations linéaires entre le poids de la larve et celui de la pupe et entre le poids de la pupe et celui de la mouche à l'émergence.

La perte de poids due à la défécation et la perte gazeuse avant la pupaison, représentent respectivement selon le poids initial de la larve entre 8,5 et 9,5 p. 100 et entre 13 et 23 p. 100 de ce poids. Les pertes sont relativement plus importantes pour les larves les plus petites.

La période d'alimentation obligatoire du dernier stade, doit amener la larve de son poids de mue (10 mg) à 23 mg pour permettre le développement de la mouche. La mouche ne représente que 43 à 50 p. 100 du poids de la larve dont elle est issue.

Introduction

La plupart des insectes présentent à chaque stade larvaire, une période d'alimentation obligatoire pour que soit assurée la poursuite du développement, suivie d'une période d'alimentation facultative (Legay, 1955). Ceci est particulièrement important au dernier stade larvaire, car la durée de la période d'alimentation facultative influe directement sur le poids de l'adulte qui se formera. Pourtant, certains insectes peuvent au dernier stade larvaire ne pas présenter de période d'alimentation obligatoire c'est notamment le cas de l'hyménoptère parasite *Phanerotoma flavitestacea* (Billiotti et Daumal, 1969 ; Ferran et Laforge, 1974).

Chez les Diptères, Cousin (1926) montre que *Calliphora erythrocephala* présente une importante plasticité du dernier stade, qui peut être extrêmement raccourci. Ce qui entraîne la formation de pupes naines, d'un poids que l'on peut, d'après les données de l'auteur, estimer au 1/20 du poids normal. Ces pupes donnent néanmoins des adultes féconds. Chez les Diptères parasites, un phénomène analogue a été décrit

(Billiotti, 1955) ; il permet aux parasites *Phryxe caudata* et *Pales pavida* de survivre à une mort prématurée de leur hôte.

Le problème que nous essayons d'aborder ici, est celui de la détermination du poids critique que doit atteindre la larve du dernier stade de *Phryxe caudata* sur son hôte de remplacement *Galleria mellonella* pour pouvoir donner un adulte. Il faut constater que, si les larves peuvent atteindre un poids supérieur à 80 mg sur *G. mellonella*, elles quittent souvent leur hôte, même en cas de parasitisme solitaire, vers 60 mg sans l'avoir complètement vidé. Dans nos études d'élevage sur milieu défini, les larves cessent le plus souvent leur alimentation lorsqu'elles atteignent 45 mg et, les pertes de poids au cours de la préparation à la pupaison sont élevées. L'étude des pertes pondérales au cours de la préparation à la pupaison est susceptible de fournir un critère utile dans la comparaison de différents aliments de la larve du dernier stade du parasite.

Matériel et méthodes

Des larves du dernier stade de *G. mellonella*, provenant d'un élevage de masse sur cire et pollen à 27°5 (Plantevin 1975) sont parasitées artificiellement par injection de larves néonates de *P. caudata* (Grenier *et al.*, 1974). Elles sont alors mises en élevage individuel avec cire et pollen et placées à 21°5 à l'obscurité (Delobel, 1970). Après un temps variant entre 11 et 13 jours (qui permet d'obtenir des stades III à tous les âges physiologiques de leur développement), les larves ou les chrysalides de *G. mellonella* sont disséquées, les parasites extraits, rincés dans du liquide physiologique et séchés sur papier filtre, puis pesés. Les larves du parasite sont alors placées dans des récipients individuels de plastique (∅ 15 mm, h 15 mm), au fond garni de papier filtre sec, et fermés par une lame de verre. Les récipients sont maintenus à 23°5 et 80 p. 100 HR en photopériode 12/12. 250 larves de *P. caudata* ont été ainsi pesées régulièrement. Au cours de ces pesées, on note la présence éventuelle d'excrétats jaunâtres, trahissant la défécation. Le papier filtre est changé en cas de salissure. L'expérience est poursuivie jusqu'à l'émergence de l'adulte.

Rappelons (Grenier *et al.*, 1974) que *P. caudata*, dans une chenille de *G. mellonella* en fin de dernier stade larvaire, fait sa dernière mue larvaire (mue II-III) entre le 11e et le 19e jour mais toujours à un poids très voisin de 10 mg et qu'elle forme son puparium entre le 14e et le 20e jour (en moyenne 17,3 jours). La variation importante des durées de développement rend imprécise toute référence à l'âge, mais le critère poids est, dans les conditions habituelles d'élevage, un bien meilleur critère de l'âge physiologique du parasite.

Résultats

1. — *Les courbes individuelles*

La perte de poids de quelques individus types pris au hasard est portée sur la figure 1*a*. Quel que soit le poids des larves considérées, cette perte de poids est rapide pendant 2 à 3 jours, période où intervient la pupaison. A cette baisse rapide succède une période d'une dizaine de jours, avec des pertes de poids très lentes (0,16 à 0,21 mg par jour) qui s'achève à l'émergence de l'adulte.

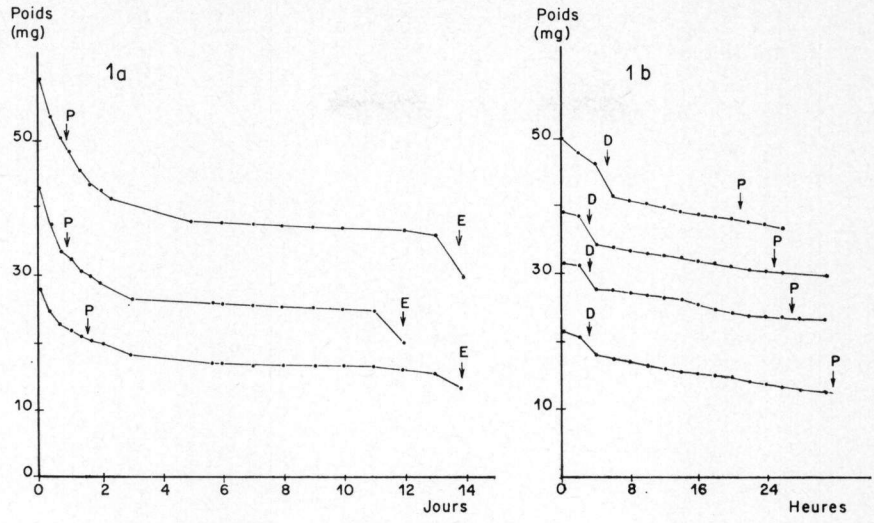


FIG. 1*a* et 1*b* :

1*a*. — *Variation du poids (en mg) en fonction du temps en jours pour quelques* Phryxe caudata.

1*b*. — *Variation du poids (en mg) en fonction du temps en heures au moment de la formation du puparium*

D indique la défécation
P indique la pupaison
E l'émergence.

Une étude plus précise des 1^res heures (fig. 1*b*) permet d'estimer l'importance quantitative de la défécation : en effet, cette défécation qui intervient généralement en 1 fois, parfois en 2, se traduit par une phase de baisse brutale du poids, qui casse la courbe régulière observée avant et après la défécation.

La pupaison proprement dite, ne se traduit par aucun accident de la courbe.

2. — *La défécation*

En suivant toutes les 2 heures, l'évolution pondérale des larves, on peut déterminer graphiquement la quantité déféquée d (en mg). Cette quantité est liée au poids de la larve P_l (en mg) par une relation de type exponentiel :

$$d = 0{,}965\ e^{\,0{,}0291\ P_l}.$$

Ce qui correspond à 8 à 10 p. 100 du poids frais de la larve. Cette défécation intervient entre 4 et 10 heures après la dissection. Il faut remarquer que, si l'on excepte les larves de poids supérieur à 60 mg, une relation linéaire entre le poids de la larve et la quantité déféquée est acceptable (coefficient de corrélation, $r = 0{,}94$) $d = 0{,}083\ 3\ P_l + 0{,}265$.

3. — *Relation entre le poids des larves et celui des pupes*

Nous entendons ici par poids des pupes, le poids dans les 2 heures qui suivent la formation du puparium (pupes blanches ou roses). Le poids des pupes P_p est une fonction linéaire du poids des larves P_l (fig. 2).

$$P_p = 0{,}825\ P_l - 3{,}025\ (r = 0{,}983)\ .$$

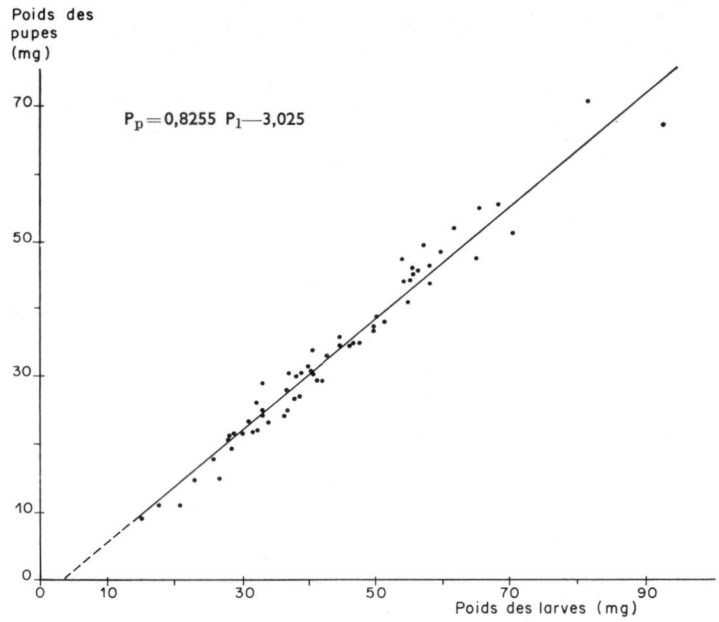


FIG. 2. — *Relation entre le poids maximum des larves de* Phryxe caudata *et le poids des pupes au moment de leur formation (en mg).*

Il faut noter l'importance du terme constant qui pourrait traduire une perte de matière, indépendante du poids, et devant obligatoirement intervenir pour la pupaison. Si l'on fait intervenir la quantité déféquée sous sa forme linéaire, on obtient :

$$P_l - P_P = d + 0{,}0916\ P_l + 2{,}761.$$

Le terme 0,091 6 Pl + 2,761 caractérise la perte de poids sous forme gazeuse liée au dessèchement et au métabolisme ; ceci représente entre 13 et 23 p. 100 du poids initial.

Les larves les plus petites capables de former des pupes apparemment normales pèsent entre 15 et 17 mg et donnent des pupes entre 9 et 11 mg.

4. — *Relation entre le poids des larves et la durée de la période prépupale*

La figure 4*a* présente les poids moyens des larves ayant nymphosé, par classe de durée de période prépurale. Le poids moyen passe ainsi de 56 mg pour les larves nymphosant le plus rapidement (16 à 24 h) à 32,5 mg pour les plus lentes (40 à 48 h). Les larves sorties artificiellement se transforment donc en pupes dans des délais toujours plus longs que celles qui ont quitté spontanément leur hôte : chez ces dernières, quelque soit leur poids, la nymphose a lieu entre 6 et 24 heures.

5. — *Relation entre le poids des pupes et le poids des mouches qui en sont issues*

L'émergence a lieu le matin, avant 9 heures les exceptions sont très rares, sauf si les pupes sont manipulées. Les mouches ont été pesées 2 heures après leur émergence,

elles ont alors une pigmentation normale, mais leur perte de poids n'est pas terminée ce qui conduit évidemment à une difficulté dans la définition du poids d'une mouche ; les variations à ce moment sont toutefois faibles. La relation obtenue entre le poids d'une mouche P_m et le poids P_p de la pupe dont elle est issue est linéaire (fig. 3).

$$P_m = 0{,}629\,7\ P_p - 0{,}285 \qquad (r = 0{,}980).$$

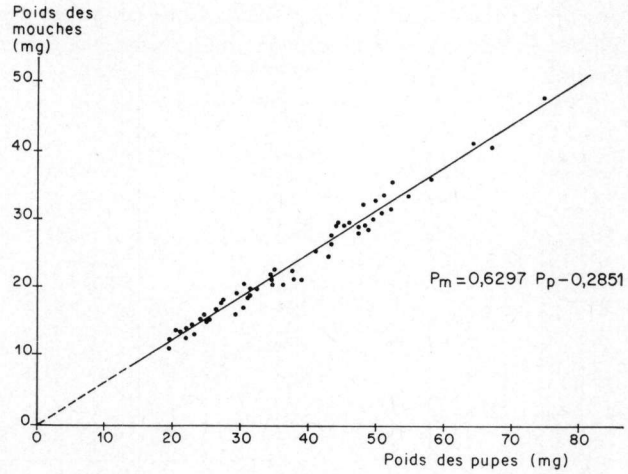


FIG. 3. — *Relation entre le poids des pupes de* Phryxe caudata *et le poids des mouches (en mg).*

Si l'on tient compte de la relation entre P_l et P_p on obtient $P_m = 0{,}52\ P_l - 2{,}19$, ce qui correspond pour les mouches, à un poids de 43 à 50 p. 100 de celui de la larve dont elle est issue. Les pupes les plus petites ne donnent pas de mouches et leur contenu se déssèche (tabl. 1). Seules les pupes de plus de 23 mg ont pu donner des mouches. Quelque soit leur poids, certaines pupes n'éclosent pas, et, par dissection, on observe une lyse de leur contenu, qui est devenu noirâtre.

TABLEAU 1

Influence du poids des larves et des pupes sur leur viabilité

Classes de poids des larves (en mg)	Nombre de larves	Nombre de pupes	Nombre de mouches	p. 100 de pupes formées	p. 100 de mouches formées
11,0-20,9	30	8	0	27	0
21,0-30,9	22	22	14	100	64
31,0-40,9	44	44	34	100	77
41,0-50,9	30	30	22	100	73
51,0-60,9	22	22	18	100	82
+ 61,0	12	12	12	100	100

6. — *Durée du développement intrapupaire*

Le développement intrapupaire dure en moyenne 12,62 $\pm$ 0,32 jours avec des valeurs extrêmes entre 9 et 15 jours à 23°5. La durée du développement intrapupaire paraît liée au poids des pupes : si les différences entre les poids moyens journaliers des pupes qui se développent entre 9 et 13 jours ne sont pas significatives (fig. 4*b*), par contre les mouches émergeant au-delà du 13e jour sont issues de pupes significativement plus grosses (t calculé = 3,04 ; $t^{50}_{0,99} = 2,40$). Chez les pupes sorties naturellement, on observe des variations du même ordre, mais avec une fréquence bien plus faible de petites pupes.

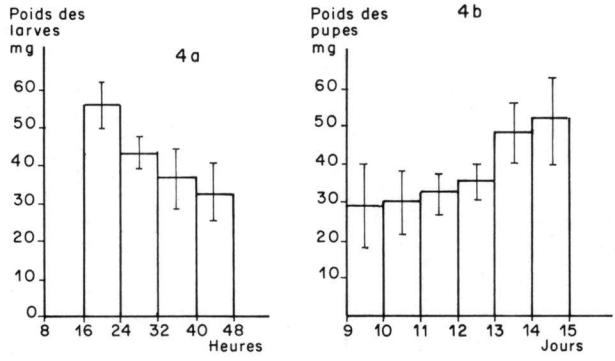


FIG. 4*a*. — *Relation entre le poids des larves (en mg) et la durée de la période prépupaire (en h).*
b. — *Influence du poids des pupes sur la durée de la période intrapupaire (en jours).*
Les segments figurent l'intervalle de confiance des moyennes au seuil 5 p. 100.

Discussion

L'expérimentation présentée ici, entraîne pour la larve 2 modifications simultanées : le changement d'environnement (mise au sec) et la mise au jeûne. La mise au sec influence la pupaison chez certains diptères : chez *Sarcophaga peregrina*, par exemple, Ohtaki (1966) montre que la larve placée sur un substrat mouillé ne se transforme pas en pupe, mais que, replacée au sec, elle se transforme en 18 à 24 heures. Chez *P. caudata*, le maintien sur papier filtre mouillé semble retarder la pupaison de 6 à 20 heures sans toutefois l'empêcher.

La mise au jeûne, phénomène largement étudié chez les insectes, montre l'existence chez *P. caudata* d'une assez longue période où l'alimentation n'est plus obligatoire. Cette mise au jeûne existe dans les conditions naturelles, ainsi Billiotti (1953) montre que *P. caudata* parasitant des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* atteintes de polyédrose peut survivre à la mort de son hôte et donner des pupes et des adultes viables, les pupes obtenues peuvent n'atteindre que le 5e de leur taille normale. Nous avons observé des phénomènes du même ordre dans le cas de superparasitisme : si l'une des larves ayant terminé son développement, quitte son hôte contenant encore une *P. caudata* de stade III encore petite, celle-ci abandonne aussi son hôte et peut se

transformer en pupe. Il faut noter qu'il reste alors de la matière à l'intérieur de l'hôte sous forme de bouillie jaunâtre ou brunâtre. Cette matière peut soit ne plus être un aliment convenable soit être rapidement colonisée par des bactéries.

Chez le diptère parasite de vertébré *Cochliomya hominivorax* les conséquences d'une mise au jeûne et au sec simultanées ont été étudiées (Hightower *et al.*, 1972) : les larves du 3e stade sont capables de se tranformer en pupes dès qu'elles ont doublé leur poids de mue II/III. Ces résultats sont fort comparables à ceux obtenus avec *P. caudata* : la mue II/III ayant lieu vers 10 mg la période d'alimentation obligatoire les amène à 25 mg.

Il existe un lien entre le poids des jeunes pupes et la durée de la vie intrapupaire : le développement dans le puparium est plus long pour les pupes les plus grosses. Un phénomène analogue est observé chez *Lucilia sericata* (Herms, 1928) après mise au jeûne.

La défécation de la tachinaire *P. caudata* est sans commune mesure avec celle observée chez certains hyménoptères parasites ; il faut remarquer qu'alors il s'agit de larves dont l'anus n'est pas fonctionnel (Bouletreau, 1972 ; Hawlitzky et Mainguet, 1976) alors qu'il l'est tout au long de la vie larvaire chez *P. caudata*. Chez cette Tachinaire, sortie naturellement de son hôte, la défécation a déjà eu lieu avant la sortie. On observe alors une perte de poids de 6 à 10 p. 100 en 24 heures au cours de la phase ambulatoire et la pupaison intervient toujours au cours de ces 24 heures qui suivent la sortie de l'hôte.

Dans le cadre de cette étude nous avons volontairement raccourci la période d'alimentation facultative ; mais, dans le cas de croissance normale sur *G. mellonella*, le problème des facteurs déterminant la prise de nourriture et la sortie hors de l'hôte reste posé ; ces facteurs peuvent naturellement abréger la période d'alimentation.

On peut envisager comme agents déterminants possibles, la raréfaction d'un facteur nutritionnel essentiel, l'accumulation des déchets, ou l'insatisfaction de la forte demande d'oxygène. L'étude de la régulation de la durée de cette période d'alimentation facultative serait d'un grand intérêt pour l'amélioration des élevages *in vitro*.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

The ponderal evolution of the parasite Phryxe caudata (Diptera Tachinidae) *during pupation and during the intrapupal life after an experimental shortening of the feeding period*

The Tachinid *Phryxe caudata* was taken from its host before the end of its larval development. The ponderal evolution was observed before and after the pupation. There are linear relations between the weight of the larva and that of the pupa, and between the latter and the weight of the hatching fly.

The loss of weight by defecation and the gazeous loss before pupation amount respectively according to the initial larva weight to 8,5-9,5 p. 100 and to 13-23 p. 100 of this weight. Small larvae show relatively higher losses.

The period of obligatory nutrition of the last stage must bring the larva from its ecdysis weight (10 mg) to 23 mg in order to enable the development of the fly. The fly represents only 43 to 50 p. 100 of the weight of the larva.

Références bibliographiques

BILIOTTI E., 1955. Survie des larves entomophages de Tachinaires à une mort prématurée de leur hôte par maladie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **240,** 1021-1023.

BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotama flavitestacea* Fischer (Hymenoptera Braconidae). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyelois ceratoniae* Zell. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1,** 379-394.

BOULETREAU M., 1972. Développement et croissance larvaire en conditions semi-artificielles et artificielles chez un hyménoptère entomophage : *Pteromalus puparum* L. (Chalc). *Entomophaga*, **17,** 265-273.

COUSIN G., 1926. Influence du temps réservé à la nutrition sur les phases du cycle évolutif et les métamorphoses de *Calliphora erythrocephala*. *C. R. Soc. Biol.*, **95,** 565-568.

DELOBEL B., 1970. *Galleria mellonella* L., hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* Rond. (Dipt. Larvaevoridae) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2,** 373-379.

FERRAN A., LAFORGE J.-P., 1974. Influence de la suppression de la phase sarcophage dans l'alimentation larvaire de *Phanerotoma flavitestacea* Fischer (Hym. Braconidae) sur la morphologie et le potentiel de reproduction des adultes. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 503-509.

GRENIER S., DELOBEL B., BONNOT G., 1974. Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* Rond (Diptera, Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. Influence de l'âge de l'hôte. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 61-79.

HAWLITZKY N., MAINGUET A. M., 1976. Analyse quantitative des lipides, des substances azotées, et du glycogène, chez la larve d'un insecte parasite ovolarvaire *Phanerotoma flavitestacea* (Hym. Braconidae). *Entomol. exp. appl.*, **20,** 43-55.

HERMS W. B., 1928. The effect of different quantities of food during the larval period on the sex ratio and size of *Lucilia sericata* Meigen and *Theobaldia incidens* Them. *J. econ. Entomol.*, **21,** 720-729.

HIGHTOWER B. G., SPATES G. E., GARCIA J. J., 1972. Growth and critical size at pupation for larvae of the screwworm developing in fresh wounds. *J. econ. Entomol.*, **65,** 1349-1352.

LEGAY J. M., 1955. Thèse Doctorat Paris.

OHTAKI T., 1966. On the delayed pupation of the fleshfly, *Sarcophaga peregrina* Robineau-Desvoidy. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, **19,** 97-104.

PLANTEVIN G., 1975. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella*, mues, croissance et développement. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7,** 365-397.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 515-535.

Utilisation des séries chronologiques dans l'étude du cycle biologique et des fluctuations de population de *Psila rosae* Fabr. (Diptères Psilidae) (1)

E. BRUNEL et J. P. CANCELA DA FONSECA (*)

avec la collaboration technique de Y. BLOT et K. HADJIBIROS (*)

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I.N.R.A. E.N.S.A., Centre de Recherches de Rennes
65, rue de Saint-Brieuc 35042 Rennes Cedex.

** Station de Zoologie et de Biocénotique forestières, I.N.R.A., Domaine de la Minière, Guyancourt 78000 Versailles*

Résumé

Le cycle biologique et les fluctuations de population de *Psila rosae* de 1963 à 1975 sont analysés par différentes techniques mathématiques en vue d'élaborer des modèles de prévision. La technique des séries chronologiques est appliquée aux données de captures réalisées au moyen de pièges jaunes dans une culture de carottes à Rennes. Les quatre composantes des séries chronologiques: tendance générale, composante saisonnière, composante cyclique (corrélogramme) et composante aléatoire montrent que dans l'année les 2 premiers vols sont bien corrélés en fonction du temps de développement d'une génération ; sur la période de 1963 à 1975, on décèle de manière précise la présence d'oscillations cycliques superposées, l'une de 7 ans, l'autre de 5 ans. On montre par ailleurs que le début des vols, qui suit aussi un cycle de 7 ans, et les effectifs capturés dans l'année ont tendance à varier en sens inverse. La précocité de l'année serait déterminante sur l'abondance des populations. D'autre part, plus les moyennes de température pondérées de l'hiver sont élevées et plus les vols commencent tôt.

Pour les années 1964 à 1970 l'évolution de la floraison de poire « Conférence » se fait dans le même sens que le début des vols. L'écart de 3 semaines est constant.

Enfin la corrélation entre les effectifs capturés à Rennes et les notations d'attaques de ces 10 dernières années est significative.

Introduction

Les modèles ont été développés par différents auteurs pour prévoir des fluctuations de populations d'insectes ; ils sont à prendre en considération pour la gestion des ressources naturelles. Bien qu'actuellement ils aient peu de développement en entomo-

(1) La partie méthodologique de ce travail a été développée grâce au contrat n° 74-70452 de la D. G. R. S. T. : modélisation des systèmes « litière-sol ».

logie, on peut citer, entre autres, les travaux effectués sur des Diptères (Hacker *et al.*, 1973*a*, 1973*b*, 1975) et sur la Cheimatobie (Varley et Gradwell, 1968).

Ces méthodes sont souvent basées soit sur une analyse démographique des populations, soit, vu sous l'angle de la modélisation, sur un phénomène isolé des facteurs qui le provoquent et qui ne sont pas nécessairement développés. L'analyse des séries chronologiques fait partie de la seconde ; à base de corrélations, elle est surtout utilisée par les économistes (Kaufman et Groboillot, 1968 ; Anderson, 1976) et depuis quelques années en écologie (Usher, 1973). Elle met en évidence la tendance générale de la population à croître ou à décroître, la présence d'un ou plusieurs cycles de pullulation et pose les bases d'une méthode de prévision.

En écologie du sol cette technique a été utilisée seulement dans l'estimation de la durée des différents stades de développement des animaux édaphiques (Lebrun, 1971 ; Belido, 1975). C'est au titre de techniques de prévision que nous l'avons employée dans nos études sur *Psila rosae* Fabr. Les larves et les pupes de ce diptère ont un développement édaphique. La pupe hiverne dans le sol, les adultes sortent au printemps, de la fin avril au début du mois de juillet. Les pontes ont lieu au niveau du sol à proximité de la plante hôte : Ombellifères cultivées ou sauvages. Les larves se développent dans la rhizosphère aux dépens des radicelles puis de l'axe principal des racines, contribuant ainsi à l'accumulation de la matière organique dans le sol. A la fin de leur développement, les larves retournent dans le sol pour se nymphoser. Les adultes d'une 2^{e} génération émergent en juillet et août et donnent une 3^{e} génération automnale. Celle-ci est la plus préjudiciable aux cultures de carotte de consommation d'hiver, qu'il est possible dans l'Ouest de récolter au fur et à mesure de la commercialisation.

La biologie de ce type d'insecte dont une fraction du développement se fait dans le sol, rend l'estimation des populations difficile sur une période longue comparativement à la plupart des ravageurs aériens des plantes pérennes. Cette difficulté est accentuée, si l'on étudie les fluctuations de populations, par le fait que nous sommes en présence d'une culture annuelle qui est rarement répétée plus de 3 ans de suite sur les mêmes parcelles.

Le cycle annuel des populations de *P. rosae* a été souvent décrit (Whitcomb, 1929, Barnes, 1942 ; Petherbridge *et al.*, 1943 ; Van't Sant, 1961 ; Biernaux et Seutin, 1969 ; Thygesen, 1971) mais jamais sur un laps de temps suffisant pour déterminer l'existence d'une périodicité dans les fluctuations annuelles pourtant reconnue empiriquement.

Nous avons, pour notre part, suivi l'évolution des fluctuations des populations adultes de *P. rosae* à partir de l'échantillonnage réalisé au moyen de pièges à eau colorés en jaune (Brunel *et al.*, 1969). Les adultes sont capturés dans une batterie de 25 pièges de 10 cm de diamètre placés en ligne dans une culture de carottes du début avril à la fin de l'année. Les caractéristiques optiques du milieu sur ce système de piégeage et l'influence de la plante sur *P. rosae* ont été exposées par ailleurs (Brunel *et al.*, 1970 ; Brunel, 1971). Par cette méthode il est possible de suivre les fluctuations des populations échantillonnées de façon homogène une fois que les facteurs limitants ont joué leur rôle sur la population. Nous avons ainsi les résultats de piégeage accumulés de 1963 à 1975 dans des conditions de milieu identiques (lieu, surface, variété de carotte) qui permettent une analyse des fluctuations.

Or en écologie du sol, des observations suivies, faites sur des périodes assez longues sont pratiquement inexistantes. Il était donc à la fois d'intérêt local (culture de la carotte) et d'intérêt général (milieu édaphique) de savoir dans quelle mesure

l'utilisation de la méthode des séries chronologiques apportait des informations sur l'évolution des populations édaphiques et quelles étaient les difficultés de cette utilisation.

En ce qui concerne *P. rosae* ces séries chronologiques mises en corrélation avec un certain nombre de facteurs fourniraient des éléments de prévision :

— dans l'annonce des débuts de vols, prévision à court terme de l'annonce des attaques puis

— des vols : prévision de l'importance des attaques.

C'est ainsi qu'après avoir fait un rappel sur les séries chronologiques, nous examinerons dans cet article et dans les prochaines publications les résultats de leur application à *P. rosae* en essayant de résoudre les questions suivantes :

1. — Peut-on prévoir, au moins à court terme, les fluctuations de population ; est-il possible d'établir une corrélation entre les effectifs de la population au temps (T — j) et leur effectif au temps (T) ?

2. — Indépendamment des fluctuations saisonnières liées aux conditions climatiques de l'année, observe-t-on des oscillations cycliques dans la population ?

3. — Enfin, y a-t-il une corrélation entre 2 séries chronologiques représentant les fluctuations des conditions du milieu et celles des effectifs des populations ?

I. — Aspects méthodologiques : rappel sur les séries chronologiques

On est souvent amené en biologie à étudier des données qui se présentent sous forme de série dans le temps. Ainsi, une série chronologique est une fonction aléatoire où la variable indépendante est une fonction du temps. Il résulte du caractère aléatoire d'une série chronologique qu'il est impossible d'en prédire exactement le comportement futur ; néanmoins la comparaison de différentes sections d'une série chronologique fait apparaître des similitudes dans leur comportement statistique ou moyen. Il convient de décrire ces séries par l'intermédiaire de modèles ou lois de probabilité (Huyberechts, 1975).

Dans la marche des calculs nous avons suivi les techniques utilisées par Moran (Usher, 1973).

Toute série chronologique est en principe formée par 4 composantes :

1. — La *tendance générale*, $\hat{x}(t)$, composante qui indique le sens de l'évolution de la série dans le temps, c'est-à-dire les phénomènes traduits par la série ont tendance à augmenter, ou à diminuer d'intensité, ou à se maintenir stationnaires dans le temps.

2. — La *composante saisonnière*, s(t), qui permet d'évaluer l'effet réel des phénomènes saisonniers ou locaux, masqués souvent par les fluctuations des effectifs.

3. — La *composante cyclique*, v(t), qui fournit des renseignements sur la répétition dans le temps (périodicité) des oscillations annuelles ou de phénomènes globaux, résultant des phénomènes saisonniers ou de phénomènes locaux.

4. — La *composante résiduelle*, e(t), qui traduit l'effet de phénomènes aléatoires.

Les valeurs, x(t), sont donc fonction de ces composantes. Si elles sont indépendantes le modèle correspondant est (*a*) un modèle additif ; dans le cas contraire (*b*) un modèle multiplicatif (Guerber, 1971).

(*a*) $$x(t) = f[\hat{x}(t) + s(t) + v(t) + e(t)]$$

(*b*) $$x(t) = f[\hat{x}(t) \times s(t) \times v(t) \times e(t)] .$$

La *tendance générale*, linéaire, des données de captures de *P. rosae* regroupées en un tableau à i lignes (semaines)et j colonnes (années), est calculée par des équations de régression :

1) soit sur l'ensemble des points du tableau, les effectifs par semaine x_{ij} (les semaines comportant les mêmes dates années après années) ;

2) soit sur les effectifs totaux par année X_j (tabl. 1).

Le calcul de l'équation de régression par les moindres carrés est classique et aboutit à l'analyse de la variance de la régression et à sa signification ; les limites de confiance du coefficient de régression sont également calculées pour les semaines et pour les années.

La régression est faite :

1) par rapport aux temps séquentiels des semaines t_{ij} dans le 1er cas ;

2) par rapport aux temps représentés par les années t_j dans le second. Soit :

1) $$\hat{x}_{ij} = (\bar{x}_{ij} - b_{ij}\,\bar{t}_{ij}) + b_{ij}\,t_{ij}$$

2) $$\hat{X}_j = (\overline{\sum X_j} - b_j\,\bar{t}_j) + b_j\,t_j$$

avec $i = 1, \ldots, n$ et $j = 1, \ldots m$.

L'estimation de la *composante saisonnière* est obtenue en 2 temps par la méthode du pourcentage moyen. Tout d'abord les données de chaque semaine x_{ij} sont exprimées en pourcentage de la moyenne hebdomadaire de l'année correspondante,

$$(S_{ij})\ \text{p. } 100 = \frac{x_{ij}}{\bar{X}_j} \times 100$$

ou en décimale

$$S_{ij} = \frac{x_{ij}}{\bar{X}_j} .$$

La composante saisonnière pour l'ensemble des données est calculée par la suite comme la somme totale, sur cet ensemble, des composantes saisonnières correspondant à chaque semaine i. Donc :

$$S_i = \sum S_{ij} .$$

Finalement la composante saisonnière moyenne hebdomadaire ou indice saisonnier s_i est donnée par :

$$S_i = \frac{S_i}{m} \text{ où m est le nombre d'années.}$$

TABLEAU I

Captures de Psila rosae *FABR. réalisées de 1968 à 1975 par semaine pour 25 pièges jaunes de 10 cm de diamètre*

Semaines	Années 1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Totaux (Xi)
15	0	0	0	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	37
16	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	10	0	27
17	0	0	0	0	37	0	0	0	0	2	5	30	0	74
18	0	4	0	10	22	14	55	0	22	19	3	10	0	159
19	0	45	18		40	32	75	0	166	56	20	325	0	777
20	21	93	10	4	22	77	51	60	154	73	135	615	20	1 335
21	13	105	7	22	32	111	86	42	32	97	245	690	40	1 522
22	34	144	9	1 165	112	212	56	157	78	142	225	225	135	2 694
23	18	125	8	975	147	96	159	100	116	24	113	45	55	1 981
24	11	77	19	187	97	150	172	45	216	53	215	65	165	1 472
25	12	30	24	42	150	193	42	27	328	44	95	20	135	1 142
26	7	67	43	62	90	142	153	39	226	39	52	0	55	975
27	5	22	22	32	60	45	85	30	45	1	110	0	80	537
28	7	26	11	27	57	25	47	24	44	2	25	0	52	347
29	4	30	16	70	62	46	21	18	40	11	25	0	17	360
30	15	2	27	105	167	101	12	57	52	23	23	0	42	624
31	14	6	13	100	132	83	21	51	16	24	26	0	35	521
32	7	7	11	487	222	21	8	33	52	32	50	5	0	935
33	9	14	11	345	90	83	34	22	34	29	50	0	0	721
34	16	24	20	142	205	70	37	46	16	37	41	5	2	661
35	5	20	17	187	87	22	17	23	8	13	35	0	7	441
36	4	3	29	100	67	20	44	28	3	13	65	10	15	401
37	1	7	25	97	15	13	27	37	3	17	32	0	4	278
38	3	9	8	165	40	30	14	15	6	12	32	0	4	338
39	2	6	9	102	62	71	37	15	40	9	11	0	0	364
40	3	16	9	40	62	61	35	27	40	10	21	0	5	329
41	0	1	0	47	35	50	35	65	50	10	22	0	3	318
42	4	2	0	20	40	46	19	62	34	5	7	0	0	199
43	2	0	6	7	7	21	0	55	24	7	16	0	0	145
44	0	0	5	15	0	3	0	46	46	6	7	0	0	128
45	0	0	0	0	7	1	0	17	4	3	6	0	0	38
46	0	0	0	0	5	1	0	9	4	2	1	0	0	22
47	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	1	0	0	6
Total Xj	215	885	377	4 555	2 190	1 840	1 342	1 150	1 899	815	1 714	2 055	871	19 908
Modèle I autorégressif				2 204	1 873	1 979	1 383	1 240	1 433	1 618	1 713	1 410	1 800	
Modèle II cyclique..	946	1 118	1 601	2 031	2 085	1 722	1 215	946	1 118	1 601	2 031	2 085	1 722	

L'indice saisonnier est normalement exprimé en décimale, mais il peut l'être aussi en pourcentage. Il traduit l'abondance relative des effectifs en fonction de la saison.

L'étude de la *composante cyclique* de la population se fait par deux approches dans lesquelles on élimine l'influence de la tendance générale

$$V_{ij} = \frac{x_{ij}}{\hat{x}_{ij}} \quad \text{et} \quad V_j = \frac{X_j}{\hat{X}_j}.$$

Dans la 1re approche, on élimine en outre la tendance des mouvements saisonniers en faisant intervenir l'indice saisonnier,

$$V_{eij} = \frac{V_{ij}}{s_i}.$$

Dans la seconde on calcule le corrélogramme par le coefficient de corrélation séquentielle (« sequential correlation » des anglo-saxons) (Moran, 1952)

$$r_k = \frac{m}{m-k} \frac{\sum_{j-1}^{m-k} (V_j - \overline{V}_j)(V_{j+k} - \overline{V}_{j+k})}{\sum_{i-1}^{m} (V_j - \overline{V}_j)^2}$$

où k est le délai (« time lag »), k = 1, ..., m — 1 et m est le nombre d'années.

Le *corrélogramme* ainsi obtenu est le graphe r_k en fonction de k et permet d'étudier dans le domaine temporel certaines propriétés du processus générateur de la série observée. Pour une série réelle, le corrélogramme est symétrique par rapport à l'origine et se traduit par un ou plusieurs pics si le phénomène étudié présente une périodicité d'ordre k.

La composante cyclique met ainsi en évidence les effets périodiques indépendamment de la tendance générale de l'évolution des populations et de la variation saisonnière. Les valeurs données par le corrélogramme indiquent à la fois l'effet des phénomènes cycliques et l'effet des phénomènes aléatoires.

Ces phénomènes sont plus importants dans la mesure où les coefficients de corrélation s'éloignent de + 1 ou de — 1. La composante traduisant l'effet du hasard est une composante résiduelle obtenue par déduction des autres composantes.

Les indices saisonniers s_i et V_e ont été utilisés dans la représentation graphique des figures 3 et 4.

Basés sur les résultats du corrélogramme, nous avons établi deux premiers modèles (une étude plus complète de ces modèles est en cours) de l'évolution du comportement annuel des populations de *P. rosae*.

A. — *Un modèle auto-régressif* (Moran, 1953 ; Anderson, 1976) de la forme

$$(\hat{X}_j - \overline{X}_j) = \sum_{k-1}^{m-1} \varnothing_k (X_{j-k} - \overline{X}_j) \qquad j = 1, 2 \ldots m$$

où $\overline{X}_j$ est la moyenne des valeurs de la série et les $\varnothing_k$ fonction des coefficients de corrélation séquentielle r_k, sont calculés par l'expression matricielle :

$$\begin{bmatrix} \varnothing_1 \\ \varnothing_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \varnothing_k \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & r_1 \dots r_{k-1} \\ r_1 & 1 \quad r_{k-2} \\ \cdot & \\ \cdot & \\ \cdot & \\ r_{k-1} & r_{k-2}\ 1 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} r_1 \\ r_2 \\ \\ \\ r_k \end{bmatrix}.$$

B. — *Un modèle cyclique* (Moran, 1953 ; Anderson, 1971)

$$\hat{X}_j = \overline{X}_j - f \cos\left(\frac{2\pi j}{P} - \theta\right) \qquad j = 1, 2 \dots m$$

où P est la période la plus importante indiquée par le corrélogramme et f et θ sont donnés par

$$f = \sqrt{\alpha^2 + \beta^2} \qquad \theta = \operatorname{arctg} \frac{\beta}{\alpha}$$

et

$$\alpha = \frac{2}{m} \sum_{j=1}^{m} X_j \cos \frac{2\pi j}{P}$$

$$\beta = \frac{2}{m} \sum_{j=1}^{m} X_j \sin \frac{2\pi j}{P}$$

m étant comme auparavant le nombre d'années (seulement si P est un diviseur de m).

Afin de contrôler les résultats obtenus, une double analyse a été faite à partir du même tableau, mais en inversant les lignes et les colonnes. Dans la 1re analyse, on considère les i lignes, les semaines et les j colonnes, les années : on a ainsi les composantes cycliques et saisonnières vraies. Dans la 2e analyse les années deviennent les lignes et les semaines les colonnes. Nous obtenons des composantes que nous pouvons appeler paracycliques et parasaisonnières. Dans ce cas la composante cyclique est en réalité une composante parasaisonnière et la saisonnière qui lui correspond, de ce fait une composante paracyclique.

Mis à part l'utilisation du corrélogramme, la méthodologie développée par Moran (Usher, 1973) doit donner des résultats semblables pour un même tableau pour lequel on a inversé les lignes et les colonnes. Cette inversion va se traduire par l'inversion de ce que l'on considère normalement comme composantes cycliques et saisonnières. D'où la proposition de la nomenclature, citée ci-dessus. Cependant, bien que semblables, les résultats ne sont pas identiques. Ainsi, considérant le cas des fluctuations annuelles, la composante cyclique fait ressortir, année après année, l'importance relative des effectifs, tandis que la composante paracyclique met en évidence l'influence que les conditions particulières à chaque année ont sur les effectifs correspondants. C'est ce qui se vérifie en 1967 par rapport à 1966 où l'étendue de la période de vol et la régularité des effectifs au long de l'année sont responsables par un indice paracyclique plus élevé.

Nous avons également utilisé des données lissées. Le lissage s'est fait par la technique des moyennes mobiles entre 3 années successives

$$A_1 = \frac{A_n + A_{n+1} + A_{n+2}}{3}$$

la valeur moyenne obtenue étant placée à l'endroit de la valeur centrale A_{n+1}. L'intérêt du lissage est de mettre en évidence le comportement moyen du phénomène observé.

En plus de l'utilisation des techniques de corrélation et de régression linéaire on a utilisé aussi, souvent, le coefficient de corrélation de rang de Spearman (Siegel, 1956) ainsi que le test du χ^2 pour déterminer s'il y avait une corrélation entre les fluctuations de conditions de milieu et les fluctuations des effectifs des populations.

II. — Les séries chronologiques appliquées aux fluctuations de *P. rosae*

L'examen des captures totalisées années après années (tabl. 1) montre que les captures minimales ont eu lieu en 1963, 1965, 1970, 1972 et 1975, les captures maximales en 1966 et 1967, 1971 et 1974. Les captures extrêmement importantes en 1966 en particulier la 22e et la 23e semaines (fin mai-début juin) sont dues à une infestation artificielle réalisée en 1965. Nous verrons plus loin que le lissage des captures signale l'année 1967 comme celle qui aurait dû avoir le plus fort maximum de la population (fig. 1).

A l'intérieur de l'année, la succession et l'importance moyenne des vols sont données par l'examen des totaux correspondant aux semaines (lignes). Ceux-ci

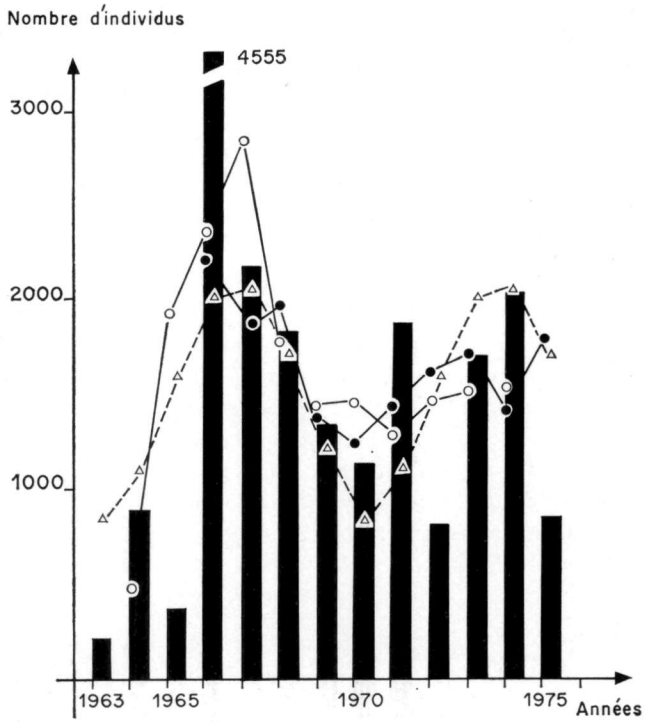


FIG. 1. — *Fluctuation des populations de* Psila rosae *Fabr. à Rennes de* 1963 *à* 1975. *Captures totales par année, totaux lissés* ○—○, *modèle auto-régressif* ● - - - ● *et modèle cyclique* △ - - - △.

mettent en évidence un 1er vol de *P. rosae* très important suivi par un 2e plus faible, puis un 3e (fig. 2) dont les courbes théoriques ont été calculées (Lewis et Taylor, 1968).

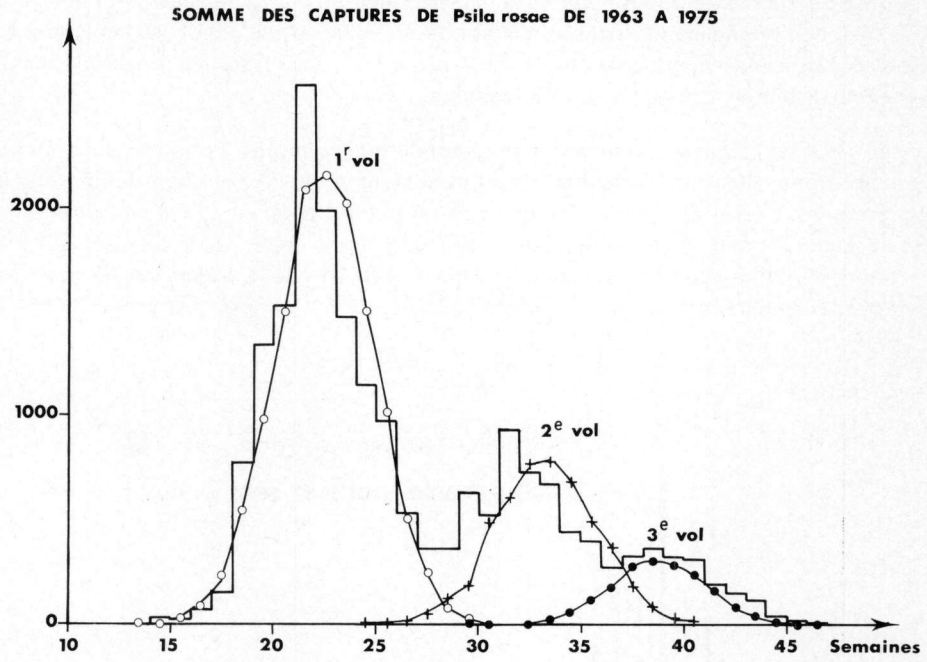


FIG. 2. — *Captures par semaine de* Psila rosae *Fabr. à Rennes de* 1963 *à* 1975, *décomposition des vols.*

A partir de ces données de base, nous analyserons successivement les fluctuations à l'intérieur des années puis les fluctuations entre années. Avant d'examiner les corrélations qui peuvent exister entre les effectifs de *P. rosae*, le début des captures et le facteur thermique. Puis nous examinerons quelques corrélations qui interviennent dans les conséquences agronomiques de la connaissance de la biologie de *P. rosae*.

A. — *Analyse des fluctuations intra-année de* P. rosae

L'application des séries chronologiques aux fluctuations de *P. rosae* dans son cycle annuel permet de dégager 4 aspects sur l'ensemble des données.

1. — La *tendance générale* indique bien que les effectifs décroissent significativement avec le temps, semaine après semaine ($y = 74{,}42 - 0{,}14\,t$).

Le fait que les effectifs décroissent d'une génération à l'autre a plusieurs fois été montré dans nos études sur *P. rosae*. Les raisons de ce phénomène qui peut paraître paradoxal tiennent en partie au système de capture adopté : les captures sont moins nombreuses lorsque la carotte croît et que le feuillage atteint une taille supérieure à 30 cm. Pour pallier ce phénomène, nous avons année après année réalisé des semis échelonnés ce qui permet de compenser en partie cette diminution. D'autre part les

conditions de captures sont moins favorables en automne alors que les adultes de *P. rosae* peuvent malgré tout se déplacer pour pondre. Enfin, en raison de la baisse des températures une partie de la 2e génération subit un arrêt de développement de type diapause qui oblige les pupes à attendre l'année suivante pour émerger (Brunel, 1968). Le 1er vol de l'année est par conséquent toujours le plus important, il est le résultat du cumul des descendants du 2e et du 3e vol. Nous avons ainsi l'explication d'une partie de l'effet saisonnier qui agira sur les captures.

2. — La *composante saisonnière* dans l'année marquée par l'abondance des captures fait apparaître très nettement l'effet important d'un 1er vol étalé de la 15e à la 28e semaine ; c'est-à-dire de la mi-avril à la mi-juillet ; puis un 2e vol de la mi-juillet à la fin août (28e à la 36e semaine) ; enfin de façon moins nette, un 3e vol de la 36e à la 45e semaine (fig. 3). Cette composante marque l'influence de la saison sur les captures de mouches indépendamment des autres facteurs. La 1re période est prépondérante.

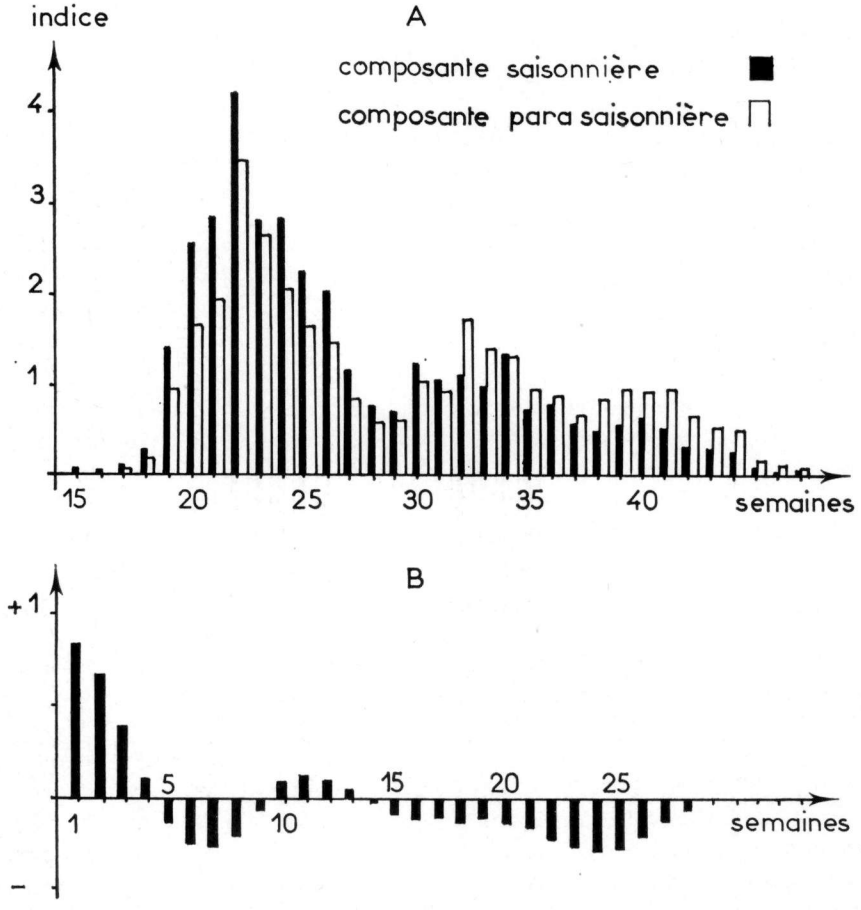


FIG. 3 A. — *Variation des composantes saisonnières et para-saisonnières d'une population de* Psila rosae *Fabr. en fonction des semaines à Rennes de* 1963 *à* 1975.

B. — *Corrélogramme des captures de* P. rosae *en fonction des semaines d'après les données de* 1963 *à* 1975.

3. — La *composante para-saisonnière* met en évidence l'effet génération indépendamment de la tendance générale de l'évolution des populations et de la variation marquée par les années. Le 1er pic est le plus important dans les deux analyses tandis que le 2e et le 3e sont moins accentués. La réalité des trois générations annuelles est confirmée.

4. — Le *corrélogramme* qui découle de ces deux premières analyses élimine l'influence de la saison et celui de l'effet de la tendance générale de l'évolution de la population et fait apparaître les phénomènes cycliques (fig. 3*b*). Il établit la corrélation qu'il y a entre les vols : la période moyenne entre chaque vol est de 11 semaines. Nous avons, par ce biais, confirmation de la durée de développement de l'insecte de l'œuf à l'adulte. Les valeurs négatives de la 15e à la 30e semaine du corrélogramme sont le reflet de la variabilité des conditions rencontrées année après année. Le corrélogramme donne une vision globale du cycle mais non les variations réelles. Toutefois, il fait apparaître l'importance des phénomènes aléatoires qui vont conditionner l'évolution des populations chaque année.

Le corrélogramme pour chaque année a été établi et comparé à l'analyse globale. Les corrélogrammes montrent que le nombre de fois où les corrélations sont positives entre deux semaines redonne en fréquence les résultats obtenus par l'analyse des semaines sur l'ensemble des années étudiées.

Les effectifs de trois semaines successives, c'est-à-dire correspondant à un décalage de 1, 2 ou 3 semaines, sont en général bien corrélés entre eux ainsi que les effectifs décalés d'une période située de la 9e à la 12e semaine. Il n'y a pas hétérogénéité dans l'analyse année après année. Les deux premiers vols sont bien corrélés en fonction du temps de développement d'une génération de *P. rosae* qui s'effectue en 10 à 12 semaines. Pour certaines années de plus grande abondance de captures, il en est de même avec le 3e vol, avec cependant un léger raccourcissement du cycle, qui s'explique sur le plan biologique par des conditions de développement plus favorables (température et humidité). L'analyse de la relation entre l'abondance des vols et le développement des populations larvaires et nymphales permettra d'expliciter ce point de biologie (Brunel, en préparation).

B. — *Analyse des fluctuations inter-année des populations de* P. rosae

L'analyse des fluctuations entre années de *P. rosae* réalisée en regroupant années et semaines permet de tirer les conclusions suivantes :

1. — La *tendance générale* de l'évolution des effectifs année après année semble à peu près stationnaire ; le coefficient de régression respectif n'est pas significatif.

2. — La *composante cyclique* fait ressortir l'importance plus grande de l'année 1966 puis des années de maximum 1971, 1973 et 1974 ; années qui avec 1967 et 1968, sont les années aux plus forts effectifs.

3. — La *composante para-cyclique*, c'est-à-dire l'effet année, met en évidence les années ou les groupes d'années les plus importantes du cycle. Le calcul de l'indice para-cyclique fait ressortir (fig. 4) les 3 paires d'années, 1966 et 1967, 1970 et 1971 puis 1973 et 1974 avec un maximum en 1967. Ces 3 paires d'années sont caractéristiques par le fait que la régularité des captures (1967, 1970, 1973) prime sur le total des

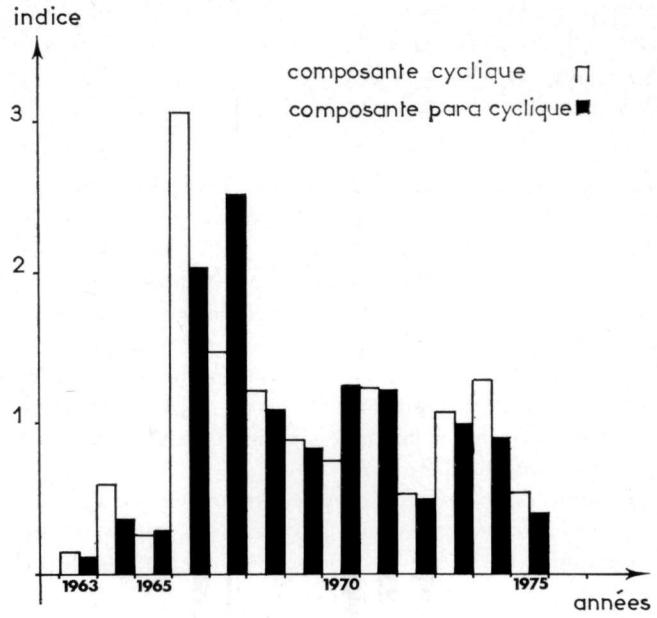


FIG. 4. — *Variation des composantes cycliques et para-cycliques d'une population de* Psila rosae *Fabr. en fonction des années, d'après les captures effectuées à Rennes de* 1963 *à* 1975.

effectifs capturés (1966, 1971, 1974). Ceci est mis en évidence de manière plus frappante pour la paire 1973-1974 où en 1974 il n'y a eu pratiquement que la première génération avec environ 90 p. 100 du total des effectifs.

D'autre part, l'effet de l'infestation artificielle de 1965 sur les effectifs de 1966 semble atténué quand on regarde cette composante.

4. — Le *corrélogramme* met en évidence 2 cycles superposés ; le plus important est de 7 ans, le moins important de 5 ans (fig. 5*a*) et donne les correspondances indiquées au tableau 2. Néanmoins les coefficients de corrélations correspondants ne sont

TABLEAU 2

Correspondances observées dans les cycles de 5 *ans et de* 7 *ans de P. rosae*

Cycle de 5 ans				Cycle de 7 ans			
Année	effectif	Année	effectif	Année	effectif	Année	effectif
1963	215	1968	1 840	1963	215	1970	1 150
1964	885	1969	1 342	1964	885	1971	1 899
1965	377	1970	1 150	1965	377	1972	815
1966	4 555	1971	1 899	1966	4 555	1973	1 714
1967	2 190	1972	815	1967	2 190	1974	2 055
1968	1 840	1973	1 714	1968	1 840	1975	871
1969	1 342	1974	2 055	1969	1 342	1976	
1970	1 150	1975	871				
1971	1 899	1976					

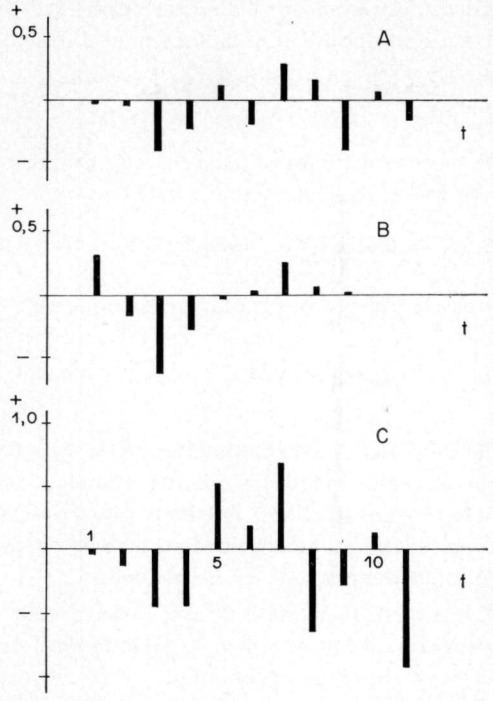


FIG. 5. — *Corrélogrammes de l'importance des populations de* Psila rosae *Fabr. en fonction des années d'après les données de captures à Rennes de* 1963 *à* 1975.

A. — *D'après les captures non transformées.*

B. — *Après lissage des totaux.*

C. — *Corrélogramme de la précocité des vols de* P. rosae *d'après les semaines de début des captures.*

pas très élevés, c'est-à-dire que l'influence des phénomènes aléatoires est aussi très importante entre années.

Une autre approche de l'examen de la périodicité est de pondérer l'effet annuel des captures totales en calculant le corrélogramme sur les moyennes mobiles (fig. 1). Le lissage des totaux des différentes années réévalue le nombre de 1965, 1967, 1970 et 1972, par contre, il réduit les nombres de 1966, 1971, 1973 et 1974. Le fait que le corrélogramme calculé sur les moyennes mobiles fasse apparaître également un cycle important de 7 ans confirme les résultats obtenus à partir des données brutes (fig. 5*b*).

Enfin les fluctuations des débuts de capture (précocité des vols) ont été soumis à une analyse de même type. Le corrélogramme obtenu fait ressortir comme précédemment deux cycles superposés : un plus important de 7 ans et un moins important de 5 ans (fig. 5*c*).

L'examen des résultats obtenus à partir des captures de *P. rosae* de 1963 à 1975 fait clairement ressortir une périodicité des fluctuations de population. Les captures et les vols présentent une similitude de leur évolution fortement marquée de 7 ans, plus faible de 5 ans. Cette tendance dominante permet de relever les couples d'années à minimum : 1963-1970 ; 1965-1972 et 1965-1970 ; 1970-1975 et à maximum : 1964-1971 ; 1966-1973 ; 1967-1974 puis 1966-1971.

La méthode du corrélogramme par l'analyse des séries chronologiques est la 1re étape d'un travail qui doit aboutir à l'établissement d'un modèle de prévision.

Une 1re étape a été d'établir deux modèles de l'évolution numérique des populations au long des années.

Dans le 1er *modèle auto-régressif*, les effectifs calculés (X_t) sont fonction des effectifs des 3 années précédentes (X_{t-1}, X_{t-2}, X_{t-3} ; $r_1 = 0{,}033$; $r_2 = -0{,}048$; $r_3 = -0{,}417$:

$$X_t = 2\,373{,}567 - 0{,}055\,3\,X_{t-1} - 0{,}063\,7\,X_{t-2} - 0{,}430\,3\,X_{t-3}\,.$$

On a aussi établi *un modèle cyclique*, basé sur un cycle de 7 ans :

$$X_t = 1\,531{,}38 - 588{,}165 \cos\left(\frac{2\pi t}{7} - 1{,}003\right)$$

Pour réduire l'effet des valeurs exceptionnelles de l'année 1966, on a pris comme valeur de ces effectifs la moyenne de tous les effectifs annuels supérieurs à 1 000 individus (1966 exclue) ; cette moyenne est de 1 741 individus. Pour les 2 modèles l'ajustement est meilleur avec la valeur estimée qu'avec la valeur observée, ce qui confirme les considérations déjà faites auparavant sur cette année.

Le modèle auto-régressif est un modèle de prévision à court terme. Toutefois, à partir des données observées, il fait ressortir la période de 7 ans (1966-1973 ; 1967-1974 ; 1968-1975) décelé par le corrélogramme.

En ce qui concerne les valeurs calculées par ce modèle, il faut attirer l'attention sur les creux des années 1967 et 1974. Ils ne sont que le reflet des valeurs relativement basses observées en 1965 et en 1972.

Une prévision à plus long terme est obtenue par le *modèle cyclique*. Cependant, c'est une prévision qui suggère seulement quelles sont les années où il y a une forte probabilité d'avoir des pics et des creux dans les effectifs et quelles sont les périodes où ces effectifs ont tendance à augmenter ou à diminuer.

De toute façon les 2 modèles, tenant compte de la valeur estimée pour 1966, s'ajustent relativement bien aux valeurs de la 2e moitié des années 60. Ceci semble indiquer que pendant cette période *P. rosae* a évolué sous des conditions moins aléatoires qu'ultérieurement.

III. — Corrélations entre les fluctuations de *P. rosae* et les facteurs extérieurs

Comme nous le disions en introduction l'analyse des fluctuations de population doit être complétée par l'examen des facteurs qui pourraient fournir des éléments de prédiction. Dans ce domaine plusieurs paramètres seront examinés : les semaines de début de captures ou la précocité des vols, l'influence de la température hivernale sur celle-ci et sur l'abondance des insectes. La corrélation entre le début des captures de *P. rosae* et la phénologie d'une plante répondant aux facteurs climatiques dans le même sens puis enfin entre l'importance des populations annuelles et les dégâts. L'accumulation de ces données serait la base nécessaire à l'établissement d'un modèle.

A. — *Corrélation entre les effectifs, les semaines de début de capture et le facteur température*

L'émergence de *P. rosae* au printemps est largement dépendante de la température (Van't Sant, 1963 ; Naton, 1966 ; Städler, 1970 et Biernaux, 1972). On peut s'attendre à ce que le début des captures soit lié aux conditions de température subies par le stade nymphal au cours de l'hiver. Bien qu'il soit difficile d'établir une température seuil de développement pour un stade qui subit un arrêt de développement de type diapause (Brunel, 1968), nous avons adopté celui donné par Coppock (1974) qui est de 5,5 °C. Les 4 mois sans captures (décembre, janvier, février et mars) sont retenus et nous tenons compte de la somme des degrés-jours supérieurs à 5,5 °C en constatant que le mois le plus froid est soit janvier, soit février. La somme des températures exprimée en degrés-jours est très semblable d'une année à l'autre. Comme la succession des périodes froides et chaudes ne se présente pas toujours de la même façon nous tenons compte du moment où la période de froid apparaît en établissant une pondération des moyennes.

Les moyennes de températures pondérées sont calculées sur les températures recueillies à 2 m sous abri du poste météorologique situé à 50 m du lieu de piégeage des insectes. Nous attribuons aux valeurs maximales et minimales de chaque mois (par année) un coefficient qui tient compte de leur position relative. Ainsi, pour les 4 mois cités, on a attribué empiriquement au mois le plus froid un coefficient 4 et au mois le plus chaud un coefficient 1. La succession normale est 4 (décembre), 3 (janvier), 2 (février) et 1 (mars). Lorsqu'un élément modifie cet ordre son influence sera plus importante s'il est décalé plus tard dans le temps : on double alors le coefficient, par exemple 3, 2, 4, 1 devient 3, 2, 8, 1. Les moyennes sont obtenues selon la formule :

$$\overline{m}(p) = \frac{\sum_{max}(p) + \sum_{min}(p)}{2} .$$

Les semaines de début de captures et les effectifs totaux capturés pendant l'année ont tendance à varier au sens inverse (fig. 6). Le coefficient de corrélation et la régression linéaire ne sont pas significatifs mais présentent la même probabilité (10 p. 100 $<$ p $<$ 20 p. 100). Cependant la corrélation et la régression entre les semaines de début de captures et le logarithme des effectifs est significatif ($r = -0{,}56^*$). L'équation de régression (fig. 7) d'autre part est $y = 12{,}336\,14 - 0{,}291\,89\,x$. On notera cependant que l'utilisation des logarithmes maintient les positions relatives des effectifs mais égalise les écarts trop importants observés. Ceci veut dire que la périodicité du début des vols est en rapport avec l'accroissement relatif des effectifs et non avec leur accroissement absolu.

La précocité de l'année serait déterminante sur l'abondance des populations, un gain d'une semaine pourrait entraîner une augmentation des populations égale au tiers des effectifs capturés autrement. Le test de Spearman utilisé par ailleurs sur les mêmes données montre que seule la corrélation entre les semaines de début de captures et les effectifs donnent des résultats identiques et significatifs au seuil de 5 p. 100.

Les autres corrélations, non significatives au seuil de 5 p. 100, indiquent les tendances suivantes :

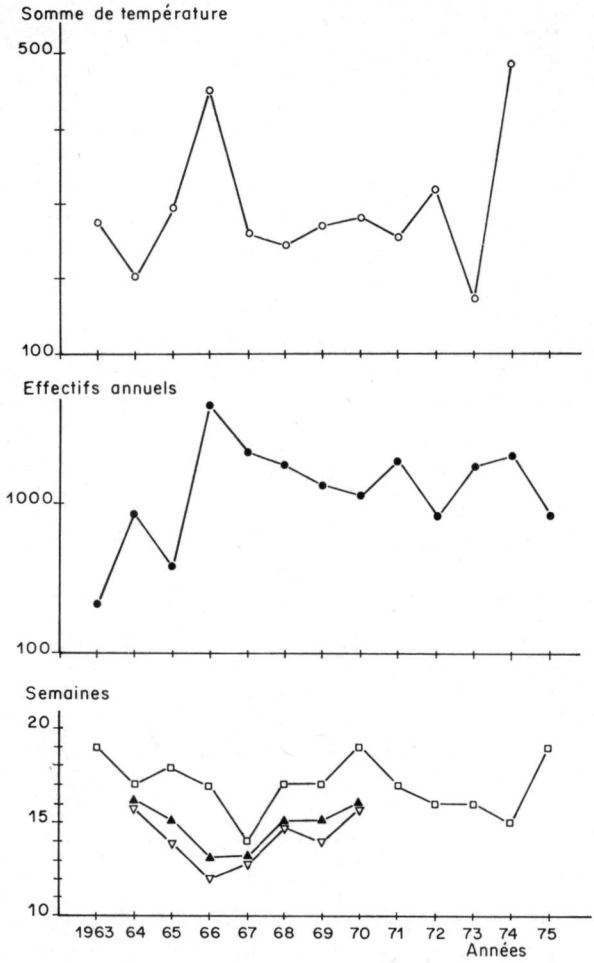


FIG. 6. — *Fluctuations des captures annuelles de* Psila rosae *Fabr. de* 1963 *à* 1975 ●—●, *des sommes de températures de décembre à mars au-dessus du seuil de* 5,5 °C ○—○, *de la précocité des captures* □—□ *et de la floraison de poires : variété « Conférence » ▲ et variété « Beurré d'Amanlis » ▽.*

— les dates de début de captures et les températures moyennes de décembre à mars varient en sens inverse : il en est de même, mais à un degré plus faible, si l'on prend les sommes de températures.

— les effectifs et les températures moyennes sont pratiquement indépendants l'un de l'autre alors que les effectifs et les sommes de température ont une légère tendance à varier en sens inverse. Les moyennes de température et les sommes de température ont tendance à varier dans le même sens.

En conséquence, plus les captures commencent tôt, plus elles sont abondantes dans l'année ; à un degré moindre, plus les températures moyennes pondérées sont élevées, plus les vols commencent tôt, ce qui se vérifie pour les différentes années sauf pour 1970 et 1975 où les moyennes pondérées sont importantes et les vols tardifs,

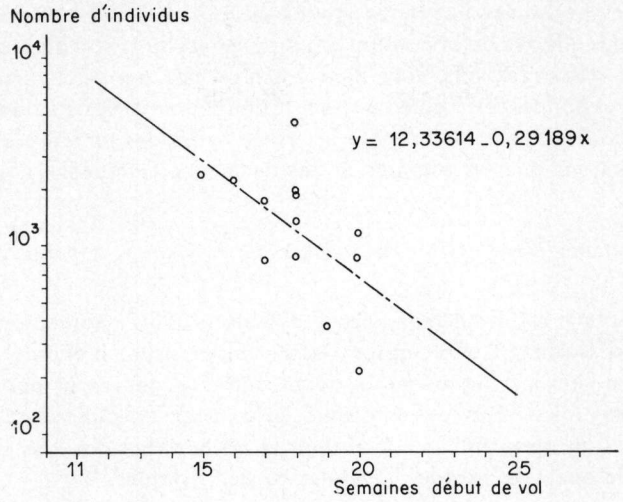


FIG. 7. — *Variation du nombre de captures de* Psila rosae *Fabr. en fonction de la précocité des vols, droite de régression*

vraisemblablement en raison des conditions climatiques particulières dues à un bouleversement de la place du mois le plus froid situé en mars et des conditions situées au-delà des 4 mois envisagés.

Le logarithme des effectifs croît en fonction de l'évolution des températures moyennes pondérées. Le coefficient de corrélation est significatif $r = 0{,}735^{**}$, $r_{1\ p.\ 100} = 0{,}683$. L'équation de la régression est (fig. 8) :

$$y = 2.212\,73 + 0{,}16\,464\,x\,.$$

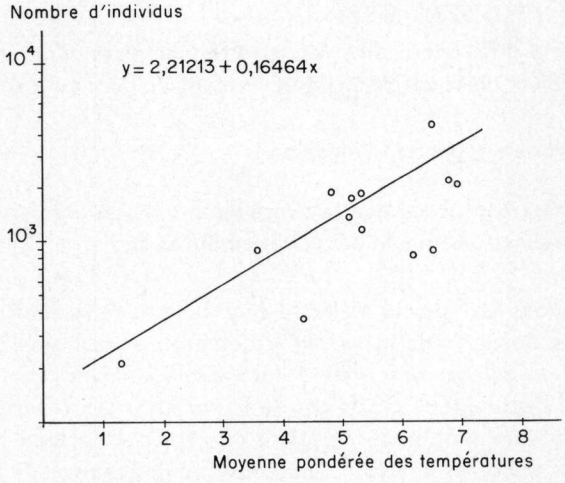


FIG. 8. — *Variation des effectifs de* Psila rosae *Fabr. capturés de* 1963 *à* 1975 *en fonction des moyennes pondérées des températures de décembre à mars ; droite de régression.*

Donc les températures moyennes pondérées vont avoir une influence sur l'accroissement relatif des effectifs de la population. Bien que celui-ci soit aussi en rapport avec la précocité du début des vols, cette dernière n'est pas significativement dépendante des températures pondérées. Toutefois, les moyennes pondérées qui tiennent compte de l'ordre des mois froids semblent mieux traduire l'effet des températures sur l'évolution des populations que les sommes de températures cumulées.

B. — *Corrélation entre le début des captures de* P. rosae *et la floraison du poirier*

La température est un facteur encore difficile à utiliser comme moyen de prévision. Il est nécessaire en effet, après l'avoir enregistrée, d'établir une estimation laquelle pourra servir à annoncer le début des émergences et par conséquent de prévoir les vols. Aussi nous avons essayé de trouver une information fournie par l'environnement en mesurant la corrélation entre le début des vols et une floraison remarquable de quelques espèces végétales caractéristiques.

Les observations utilisées, relatives à la floraison du poirier au stade F (échelle de Fleckinger, 1945), ont été réalisées de 1964 à 1970 par Chollet (Maître de Conférences, E.N.S.A., Rennes) sur deux variétés « Conférence » et « Beurrée d'Amanlis » dans un verger situé à proximité immédiate des parcelles d'observation de *P. rosae*.

Pour les années 1964 à 1970 nous avons premièrement vérifié que l'évolution de la floraison se faisait dans le même sens que les vols et secondairement que l'écart était constant.

1. — *Cas de la variété « Conférence ».*

Le début des captures et la floraison ont une forte tendance à varier dans le même sens. Le coefficient de corrélation est presque significatif, il en est de même de la régression linéaire (5 p. 100 $<$ P $<$ 10 p. 100). L'équation de régression obtenue à partir des données est $y = 5{,}523 + 0{,}848\ x$.

Le calcul de la différence entre les deux paramètres indique un écart de 3 semaines. Le coefficient de Spearmann également utilisé donne un résultat équivalent.

2. — *Cas de la variété « Beurré d'Amanlis ».*

Cette variété plus précoce que la précédente indique une tendance semblable à évoluer dans le même sens que le début des captures de *P. rosae* (fig. 6) avec une probabilité semblable.

Ainsi nous avons testé par la méthode du χ^2 le fait que la différence entre le début des captures et la floraison de la variété « Conférence » est bien de 3 semaines. Les différences entre les valeurs observées et les valeurs calculées sont non significatives, ce qui confirme l'hypothèse. Dans le cas de la variété « Beurré d'Amanlis », la différence est de 4 semaines mais avec une valeur du χ^2 plus importante. On conclut que les rapports entre les semaines de début de captures et la floraison de la variété « Conférence » sont plus sûrs. Il est par conséquent possible de prédire le début des captures de *P. rosae* avec une avance de 3 semaines.

C. — *Corrélation entre l'importance des populations annuelles et les dégâts*

Nous venons de voir qu'il est possible de prédire le début des vols grâce à la floraison de poirier et l'importance des populations annuelles par la précocité des vols. En corollaire, on peut se poser la question de savoir s'il est possible de prévoir l'importance des dégâts sur les carottes de conservation, c'est-à-dire à l'automne.

Pour cela, nous avons examiné la relation existant entre les effectifs capturés à Rennes et les notations d'attaques dans les essais réalisés ces 10 dernières années. Nous obtenons une corrélation significative $r = 0{,}77^{**}$ ($P = 1$ p. 100) et la droite de régression $y = 21{,}9 - 0{,}02\ x$.

A partir du pourcentage d'attaque exprimé en arc sin $\sqrt{\text{p. 100}}$ et des totaux lissés, une approche de l'importance des dégâts serait donc possible à partir des renseignements de piégeage.

Conclusion

La prévision ou prognose des fluctuations de population d'insectes phytophages nécessite à l'heure actuelle l'utilisation de modèles : ceux-ci peuvent être soit des modèles de fonctionnement de type explicatif et procèdent alors de système à compartiment soit des modèles de prévision sans être forcément explicatif des facteurs causals, ils sont alors à base de corrélations.

La méthode des séries chronologiques, qui fait partie de cette 2e catégorie, se révèle simple et pratique vis-à-vis d'un insecte dont les stades larvaires sont souterrains et dont les adultes affectent des déplacements aériens de dissémination qui peuvent être importants. Elle a permis dans le cas de *P. rosae* de confirmer le cycle annuel des vols et de déceler de manière précise la présence d'oscillation cyclique dans les fluctuations des populations annuelles.

Cette méthode s'applique bien à l'analyse des fluctuations des populations dans l'année et pourrait être étendue à d'autres types d'insectes ; une analyse semblable est déjà amorcée vis-à-vis de l'émergence d'autres Diptères édaphiques (Simone Bailliot, communication personnelle).

En ce qui concerne les fluctuations annuelles, nous sommes en présence de 2 cycles superposés, l'un relativement court de 5 ans, l'autre plus important de 7 ans. Il est par conséquent possible, année après année, de préciser la succession des phénomènes cycliques et en outre à partir d'un certain stade, d'indiquer les probabilités que la population a de croître ou de décroître.

Le problème général de la continuité de travaux qui, souvent de routine, sont cependant extrêmement importants dans l'étude des écosystèmes, est posé d'autant que cette méthode pourrait être étendue à un nombre considérable de cas.

Le fait d'avoir observé une périodicité du début des captures de même nature que celle des fluctuations annuelles, ainsi qu'une corrélation entre la précocité des captures et l'abondance des populations dans l'année ouvre des perspectives intéressantes : à court terme pour l'appréciation du début de vol et par la suite sur l'importance des vols ; à plus long terme sur l'action que l'on pourrait avoir sur l'orientation régionale de la production des cultures légumières de la famille des Ombellifères. En effet, nous avons dès 1966 eu l'occasion de signaler la simultanéité des vols en Bretagne et dans la

Manche (Missonnier *et al.*, 1966) où les conditions de type atlantique sont homogènes. Ceci étend l'intérêt de tels résultats à l'ensemble de la zone de production de carotte de conservation.

La corrélation entre les dates de floraison du poirier « Conférence » et celles du début de captures est intéressante. De même que la possibilité d'intégrer le climat hivernal sur le départ des populations au printemps. Dans ce cadre, cette étude ouvre de nouvelles perspectives quant à la superposition géographique de 3 paramètres : température, floraison du poirier, début des vols de *P. rosae*.

Appliqués au stade adulte, les phénomènes de dispersion et de migration ne sont pas estimés, par la méthode de capture ; une amélioration importante pourrait être apportée dans le cas de *P. rosae* en contrôlant directement les émergences et non les captures dans les sites de reproduction.

Reçu pour publication en juin 1977.

Remerciements

Nous remercions très vivement M. Cholet de la Chaire d'Horticulture de l'E.N.S.A. de Rennes pour les notations des dates de floraison du poirier qu'il nous a communiquées, M. Pages de la Chaire de Mathématiques de l'E.N.S.A. de Rennes et M. Minato, Laboratoire de Biométrie, I.N.R.A. Jouy-en-Josas, pour l'analyse critique et les suggestions sur le manuscrit.

Summary

Utilization of the time series in the study of the life cycle and the fluctuation of populations of the Psila rosae (*Carrot fly*)

The life cycle and the fluctuation of populations of the *Psila rosae* from 1963 to 1975 are analysed by means of different mathematical techniques in order to elaborate forecasting models. The technique of time series is applied to the data of captures realised with yellow-dish traps in a carrot culture near Rennes. The four components of the time series : general trend and seasonal, cyclical (correlogram) and random components show that the first two flights of the year are well correlated ; this, in function of the developmental time of one generation. Super imposed oscillation cycles of seven and five years appeared over the period of 1963 to 1975. Besides we show that the begining of the flights which also follow a cycle of seven years, and the number of flies captured during the year have a tendency to vary in opposite ways.

Earlier favorable conditions of the year would be determinant on the abundance of the populations.

On the other hand, higher are the average balanced temperatures, sooner the flights start.

During the years 1964 to 1975, the evolution of the flowering of the pear « Conference » and the begining of the flights vary in the same way.

A difference of three weeks is constant. Finally, a significant correlation was observed between the numbers of flies captured near Rennes and the damage notation of the last ten years.

Références bibliographiques

ANDERSON T.W., 1971. The statistical analysis of time series. New York, JohnWiley, XIV, 704 pp.

ANDERSON O. D., 1976. Time series analysis and forecasting. London, Butterworths, VII, 182 pp.

BARNES H. F., 1942. Studies of fluctuations in insect populations IX. The carrot fly (*Psila rosae*) in 1936-41. *J. Anim. Ecol.*, **11**, 69-81.

BELLIDO A., 1975. Etude morphologique et écologique de *Carabodes willmanii* Bernini 1975 (Acari, Oribatei) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse 3e cycle, Fac. Rennes, 79 pp.

BIERNAUX J., SEUTIN E., 1969. Cycle biologique de la Mouche de la Carotte en 1968 et résultats d'un premier essai de lutte chimique. *Meded. Rijk. Landbouw. Gent.*, **34,** 587-597.
BIERNAUX J., 1972. Les étapes du développement nymphal de *Psila rosae* (Dipt. Psilidae) ; éléments de détermination du cycle évolutif de l'insecte. *Bull. Rech. Agron.* Gembloux, **7,** 3-15.
BRUNEL E., 1968. Etude du développement nymphal de *Psila rosae* (Dipt. Psilidae) en conditions naturelles et expérimentales : quiescence et diapause. *C. R. Soc. Biol.*, **162,** 2223-2228.
BRUNEL E., 1971. Influence de la plante hôte (espèces et stades végétatifs) sur les captures de *Psila rosae* Fab. (Dipt. Psilidae) au moyen de piège jaune. *Meded. Rijk. Landbouw. Gent.*, **36,** 241-249.
BRUNEL E., 1977. Etude de l'attraction périodique de femelles de *Psila rosae* Fab. par la plante hôte et influence de la végétation environnante. *Coll. intern. C.N.R.S.* Tours, 13-17/09/1976, 373-389.
BRUNEL E., HASCOET M., MISSONNIER J., 1969. Possibilités de protection des différents types de cultures de carotte de l'Ouest de la France contre la Mouche de la Carotte (*Psila rosae* Fab., Dipt. Psilidae). *Sciences Agron.* Rennes, 18 pp.
BRUNEL E., LANGOUET L., 1970. Influence des caractéristiques optiques du milieu sur les adultes de *Psila rosae*. *C. R. Soc. Biol.*, **164,** 16-38.
BRUNEL E., BLOT Y., 1975. Rôle de la couverture végétale sur les captures de *Psila rosae* (Dipt. Psilidae) au moyen de piège jaune. *Sciences Agron.* Rennes, 91-96.
COPPOCK L. J., 1974. Notes on the biology of carrot fly in eastern England. *Pl. Path.* **23,** 93-100.
FLECKINGER I., 1945. Phénologie et arboriculture fruitière, in *Bon jardinier*, tome 1, 362-372.
GUERBER L., 1971. Statistique descriptive. Paris, Dalloz, XI, 156 pp.
HACKER C. S., SCOTT D.W., THOMPSON J. R., 1973*a*. Time series analysis of mosquito population data. *J. Med. Entomol.*, **10,** 533-543.
HACKER C. S., SCOTT D.W., THOMPSON J. R., 1973*b*. A Forecasting model for mosquito population densities. *J. Med. Entomol.*, **10,** 544-551.
HACKER C. S., SCOTT D.W., THOMPSON J. R., 1975. A transfer fonction forecasting model for mosquito population. *Can. Entomol.*, **107,** 243-249.
HUYBERECHT S., 1975. Introduction à l'analyse statistique des séries chronologiques. *Bull. G.E.R.B.*, **7,** 51-69.
JORGENSEN J., THYGESEN Th., 1968. The carrot fly (*Psila rosae*). *T. Plant.*, **72,** 1-25.
KAUFMAN H., GROBOILLOT J. L., 1968. Les techniques de la prévision à court terme. Paris, Dunod, 275 pp.
LEBRUN Ph., 1971. Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mem. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, **165,** 1-203.
LEWIS T., TAYLOR L. R., 1967. Introduction to experimental ecology. London, Academic Press., 400 pp.
MISSONNIER J., BRUNEL E., PORTIER G., OUDINET R., 1966. Essais de lutte contre les lignées de Mouche de l'Oignon et de Mouche de la Carotte résistantes vis-à-vis des insecticides organohalogénés. Compte rendu général des essais effectués en 1963, 1964 et 1965. *Déf. Vég.*, 153-163.
MORAN P. A. P., 1952. The statistical analysis of game birds records. *J. Anim. Ecol.*, **21**, 154-158.
MORAN P. A. P., 1953. The statistical analysis of the canadian lynx cycle I. Structure and prediction. *Austr. J. Zool.*, **1,** 163-173.
NATON E., 1966. Voraus Setzungen fur eine Laborzucht der echten Mohrenfliege *Psila rosae*. *Anz. Schädlingskunde*, **39,** 85-89.
PETHERBRIDGE F. R.,WRIGHT D.W., 1943. Further investigations on the biology and control of the carrot fly (*Psila rosae* Fab.). *Ann. Appl. Biol.*, **30,** 348-358.
SIEGEL, 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. N. Y. Mc.Graw Hill, 312 pp.
STADLER E., 1970. Beitrag zur Kenntnis der Diapause bei der Mohrenfliege (*Psila rosae*, Dipt. Psilidae). *Bull. soc. entomol. Suisse*, **43,** 7-37.
USHER M. B., 1973. Biological Management and conservation. London, Chapman and Hall, XIII, 393 pp.
VAN'T SANT L. E., 1961. Biology and control of the carrot fly (*Psila rosae* F.) in the Netherlands. *Vers. Landbouw k. onderz.* N. R., **67,** 1-131.
VARLEY G. C., GRADWELL G. R., 1968. Population models for the winter moth, *in* Southwood T. R. E. ed. *Insect Abundance* p. 132-142. Oxford, Blackwell.
WITHCOM B W. D., 1929. Observation on the carrot rust fly (*Psila rosae* Fab.) in Massachusetts. *J. econ. Entomol.*, **22,** 672-679.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 537-551.

Evolution saisonnière des peuplements de taons adultes dans le département des Hautes-Alpes (1)

H. L. RAYMOND

Laboratoire de la Chaire de Zoologie, I.N.A., (2)
16, *rue Claude Bernard*
75231 *Paris Cedex* 05

Résumé

L'évolution saisonnière de peuplements de taons adultes a été suivie dans le département des Hautes-Alpes de 1970 à 1976 (sauf en 1974). On a effectué en moyenne 22 jours de capture par an, en juillet et en août, à l'aide de pièges de type « Manitoba », de pièges adhésifs et au filet à main. Plus de 17 600 insectes ont été pris. Cinq paramètres ont été étudiés : abondance, variété, diversité, fréquences et constances. L'abondance est maximale au cours de la seconde quinzaine du mois de juillet et diminue rapidement pendant la 1re quinzaine d'août. Ses variations à court terme sont importantes et irrégulières. La variété et la diversité évoluent dans le même sens que l'abondance, mais leurs fluctuations sont très amorties. Les espèces les plus fréquentes au début de la saison sont *Tabanus quatuornotatus* MEIG. et *T. maculicornis* ZETT. *Philipomyia aprica* (MEIG.), *Haematopota pluvialis* (L.) et *T. bromius* L. sont plutôt des espèces du milieu de la saison. *T. glaucopis* MEIG. est une espèce tardive.

La présence saisonnière des taons a fait l'objet de nombreux travaux. Cependant peu d'études détaillées sont disponibles en Europe occidentale, à l'exception de celles de Pernot-Visentin (1972) sur la faune du Haut-Doubs et de Service (1973) sur *Chrysops caecutiens* L. Une connaissance précise de la période de vol des taons est pourtant intéressante à plusieurs titres. Elle fournit à l'écologiste des indicateurs bioclimatologiques. Elle permet à l'entomologiste de choisir la période optimale pour ses travaux et de nuancer ses résultats en fonction de celle-ci. Elle est indispensable à l'organisateur d'opérations de lutte pour planifier son action. Dans le cadre de l'étude des taons du département des Hautes-Alpes (Raymond, 1976), cette note se propose de décrire quelques aspects de l'évolution saisonnière des peuplements d'adultes.

(1) Travail réalisé avec l'aide de la S. E. D. H. A. et de la D. G. R. S. T. faisant partie d'une thèse de doctorat ès-sciences naturelles devant être soutenue à l'université Pierre et Marie-Curie.

(2) Adresse actuelle : I. N. R. A., 12 r. Alphand, 05100 Briançon.

1. — Méthodes

1.1. — *Capture des insectes*

Trois moyens de capture ont été utilisés alternativement : le filet à main (en 1970, 1975 et en présence de gaz carbonique en 1973), le piège de type « Manitoba » de Thorsteinson et coll. (1965) appâté au gaz carbonique (en 1970, 1971 et 1972), des modèles de pièges dérivés du type « Manitoba » (en 1971) et des panneaux adhésifs (en 1976). La structure et le fonctionnement des pièges de type « Manitoba » et de leurs dérivés ont été exposés dans une note antérieure (Raymond, 1977). Les panneaux adhésifs carrés de 0,5 m de côté, peints en noir ou en blanc, ont été enduits de glu « Aeroxon fl-11 » ([1]), préconisée par Bauer et Wetzel (1974).

Les captures ont eu lieu pendant 14 jours entre le 28 juillet et le 15 août 1970 (fig. 1B : seules les dates de capture sont portées sous l'axe des abscisses), 16 jours entre le 8 et le 24 juillet 1971 (fig. 1A), 17 jours entre le 4 juillet et le 18 août 1972

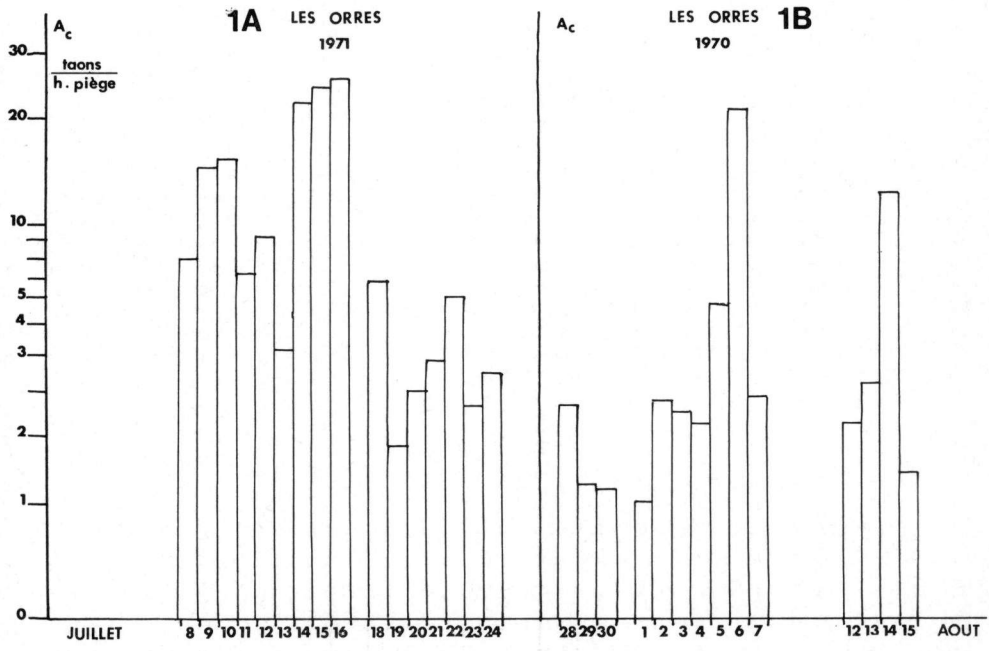


FIG. 1. — *Evolution saisonnière de l'indice combiné d'abondance Ac (en taons par heure et par équivalent-piège Manitoba) aux Orres en* 1971 (1A) *et en* 1970 (1B).

(fig. 3), 24 jours entre le 9 juillet et le 12 août 1973 (fig. 4), 33 jours entre le 2 juillet et le 14 août 1975 (fig. 5) et 27 jours entre le 1er et le 30 juillet 1976 (fig. 2). On a réalisé en moyenne près de 22 jours de capture par an. Les stations étudiées en 1970 et 1971 et les plans de capture utilisés en 1972, 1973 et 1975 ont été déjà présentés (Raymond, 1976).

([1]) Produit par Fr. Kaiser, Waiblingen, R. F. A.

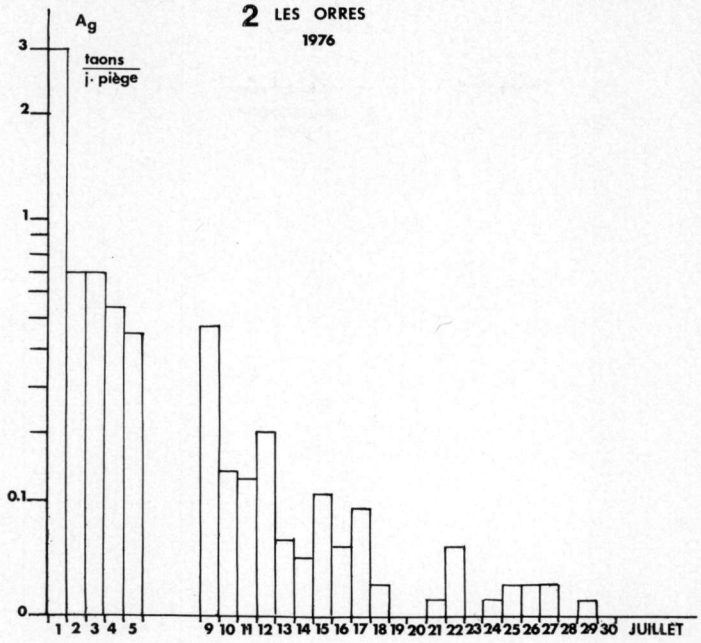


FIG. 2. — *Evolution de l'indice d'abondance Ag (en taons par jour et par panneau gluant) aux Orres en 1976.*

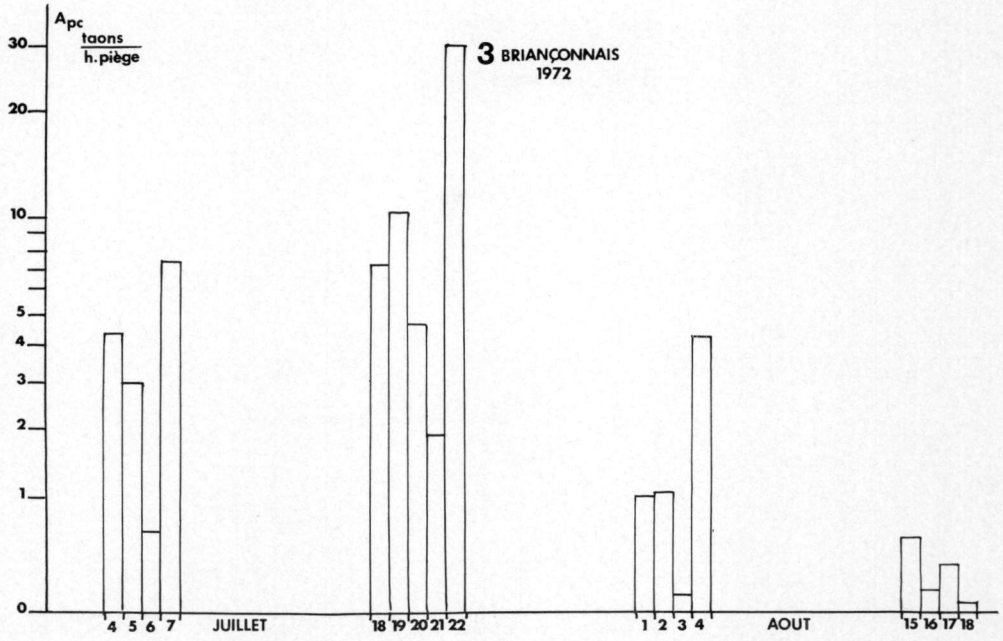


FIG. 3. — *Evolution de l'indice d'abondance Apc (en taons par heure et par piège Manitoba appâté au CO_2) en Briançonnais en 1972 (transects de Chantemerle et Montgenèvre).*

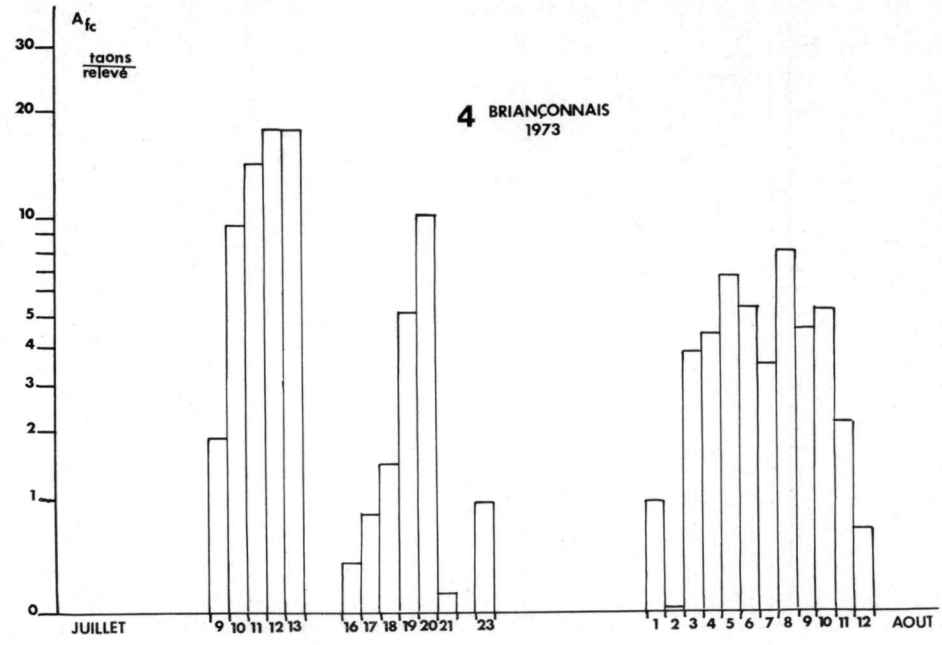


FIG. 4. — *Evolution de l'indice d'abondance Afc (en taons par relevé de 10 mn au filet à main, en présence de CO_2) en Briançonnais en 1973 (transects de Chantemerle et Montgenèvre).*

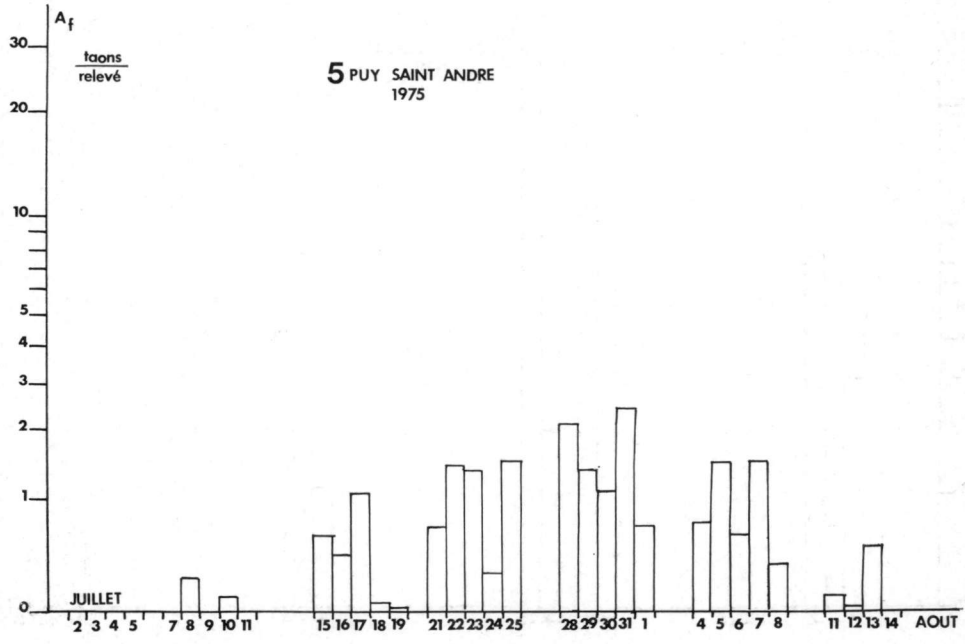


FIG. 5. — *Evolution de l'indice d'abondance Af (en taons par relevé de 5 mn au filet à main) en Briançonnais en 1975 (itinéraire-échantillon de Puy-Chalvin, commune de Puy-Saint-André).*

L'essai effectué en 1976 a mis en œuvre 108 panneaux adhésifs placés sur des stations étudiées en 1971.

1.2. — *Expression des résultats*

Plusieurs paramètres caractéristiques du peuplement ont été calculés à partir des données brutes (nombres de taons de différentes espèces pris pour chacun des relevés, identifié par la date, l'heure, la durée, la station et le moyen de capture). Leurs valeurs permettent de suivre l'évolution de l'importance et de la composition du peuplement au cours de la saison. On a appliqué à la famille des *Tabanidae* des paramètres définis par Dajoz (1971) à l'échelle des biocoenoses. Certains sont quantitatifs (abondance et constances), d'autres qualitatifs (variété, diversité et fréquences). Certains caractérisent l'ensemble du peuplement (abondance, variété et diversité), les autres les espèces (constances et fréquences).

1.21. — *Calcul de l'abondance.*

On a appelé abondance un indice d'activité et d'agressivité qui estime la nuisance due à l'ensemble des espèces de taons du peuplement. Cet indice ne permet pas de calculer la densité réelle des taons car il est fondé sur des prises effectuées avec des moyens de capture attractifs. En outre ces moyens ne prennent que des individus d'un stade, d'un sexe et d'un état physiologique déterminé (adulte femelle en quête de repas de sang). Par contre on peut supposer que cet indice est une fonction croissante de la densité. Il a l'avantage d'estimer directement la nuisance que l'on cherche à éliminer en entomologie appliquée.

Pratiquement, on a exprimé l'abondance en nombre de taons pris par unité de capture. Dans le cas des pièges de type « Manitoba », l'unité de capture a été fixée arbitrairement à 1 heure de fonctionnement. Dans le cas des pièges adhésifs, de rendement plus faible, l'abondance a été exprimée en taons par panneau et par jour. Dans le cas des captures au filet, on a effectué des relevés de durée constante (5 ou 10 mn) et on a calculé l'abondance en nombre de taons pris par relevé. Quand plusieurs moyens différents ont été utilisés simultanément (pièges de performances différentes) on a élaboré un indice combiné. Des coefficients de conversion ont d'abord été établis à partir des performances moyennes des différents pièges. L'indice combiné est ensuite exprimé en taons par heure et par équivalent-piège « Manitoba ». Cette unité est pratique car elle donne pour l'indice combiné un ordre de grandeur intermédiaire entre les grandes valeurs obtenues par les pièges « Manitoba » appâtés au gaz carbonique et les valeurs réduites obtenues par les pièges dérivés.

L'abondance a été calculée jour par jour. La représentation graphique (fig. 1 à 5) a été faite sur une échelle logarithmique pour amortir les très grandes fluctuations de l'abondance d'un jour à l'autre. Les résultats des captures effectuées d'après un plan systématique (1972, 1973 et 1975) ont fait l'objet d'une analyse statistique. Le niveau de signification des différences observées entre valeurs de l'abondance à divers moments de la saison a été établi par une analyse de variance (test « F » de Snedecor).

1.22. — *Calcul de la diversité.*

La variété d'un ensemble de relevés est le nombre d'espèces différentes de taons présentes dans cet ensemble. La diversité est un indice où la variété est pondérée en

fonction des effectifs. On a adopté l'indice de Margalef, cité par Odum (1971). Variété et diversité ont été calculées jour par jour, ou sur des périodes de quelques jours consécutifs, ou sur l'ensemble des captures d'une saison.

1.23. — *Calcul des constances et fréquences.*

Les constances ont été calculées sur des périodes de quelques jours consécutifs, afin de disposer d'un nombre de relevés statistiquement suffisant. Elles expriment surtout la régularité de la répartition des espèces, même si celles-ci ne représentent qu'une petite partie de l'effectif total. Par contre les fréquences n'expriment que les rapports des espèces entre elles. Elles ont été calculées sur des périodes de 2 à 5 jours consécutifs afin d'obtenir des effectifs assez grands. Les valeurs des fréquences des principales espèces à diverses périodes de la saison ont été comparées par le test du « chi-carré » de Fisher et Yates.

2. — Résultats

On décrira successivement l'évolution de chacun des paramètres calculés à partir des captures effectuées dans le secteur des Orres (en 1970, 1971 et 1976) et dans le secteur du Briançonnais (en 1972, 1973 et 1975). On a pris au total 17 625 insectes (931 en 1970, 8 233 en 1971, 2 302 en 1972, 3 826 en 1973, 1 609 en 1975 et 724 en 1976). Ils appartiennent à 34 espèces dont le statut taxinomique et zoogéographique a été discuté précédemment (Raymond, 1976). Les plus fréquentes sont *Philipomyia aprica* (Meig.), *Tabanus bromius* L., *Haematopota pluvialis* (L.), *T. quatuornotatus* Meig., *T. maculicornis* Zett., *T. glaucopis* Meig., *Hybomitra caucasica* (End.), *H. montana* (Meig.) et *H. auripila* (Meig.).

2.1. — *Abondance*

2.11. — *Secteur des Orres.*

Les mois de juillet 1971 et d'août 1970 ont donné lieu à des captures effectuées par des moyens analogues. L'abondance moyenne obtenue dans chacune de ces séries de captures est du même ordre de grandeur. Les résultats de ces 2 années seront donc exposés ensemble. L'activité des taons en juillet 1971 (fig. 1A) a été très forte. On a pris en moyenne 8 taons par heure et par équivalent-piège « Manitoba ». La valeur maximale de l'abondance a été de 25 taons par heure et par équivalent-piège « Manitoba » le 16 juillet. Mais cette valeur n'est qu'une moyenne établie sur l'ensemble des relevés du 16 juillet et ramenée aux performances d'un piège de type « Manitoba ». L'abondance la plus élevée constatée au cours d'un relevé a été de 181 taons par heure et par piège de type « Manitoba » appâté au gaz carbonique. On observe au cours du mois 3 phases de forte activité. L'abondance qui n'est que de 15 taons par équivalent-piège « Manitoba » et par heure au cours de la première phase (10 juillet) atteint 25 au cours de la seconde (16 juillet) et est réduite à 5 au cours de la troisième (22 juillet). L'abondance augmente progressivement au cours des 2 jours précédant le maximum pour chacune de ces phases. Elle diminue brutalement ensuite. Bien qu'aucune capture systématique n'ait été faite le 17, on a noté que ce jour-là l'activité des taons était presque nulle.

L'activité observée fin juillet et début août 1970 (fig. 1B) a été plus faible. La valeur moyenne de l'abondance au cours de l'ensemble du piégeage a été de 5 taons par heure et par équivalent-piège « Manitoba ». L'abondance est maximale le 6 août avec 20 taons par heure et par équivalent-piège « Manitoba ». Les fluctuations de l'abondance sont très importantes. Des journées où les taons sont extrêmement actifs (6 et 14 août) alternent avec des périodes de très faible activité (si aucune capture systématique n'a été effectuée du 8 au 11 août, on a observé que l'activité des taons était très réduite pendant cette période).

L'évolution observée en 1976 dans le même secteur à l'aide de pièges adhésifs (fig. 2) est beaucoup plus simple. La valeur moyenne de l'abondance est très faible : 0,3 taon par piège adhésif et par jour. La valeur maximale a été notée le premier jour de capture (1er juillet) avec près de 3 taons par panneau adhésif et par jour. Les effectifs capturés ont diminué presque constamment au cours du mois de juillet. Ils se sont annulés à plusieurs reprises au cours de la seconde moitié du mois. Un relevé supplémentaire effectué le 6 août, après une semaine de piégeage, n'a donné aucun taon.

2.12. — *Secteur du Briançonnais.*

L'activité notée en juillet et août 1972 (fig. 3) est moyenne ou faible malgré l'utilisation de pièges de type « Manitoba » appâtés au gaz carbonique. La valeur moyenne de l'abondance calculée sur l'ensemble des captures est inférieure à 4 taons par piège et par heure. La valeur maximale de l'abondance journalière n'est que de 30 taons par heure et par piège « Manitoba » appâté au gaz carbonique, le 22 juillet. Le plan de capture utilisé en 1972 était destiné à étudier les fluctuations à moyen terme de l'abondance, entre des périodes espacées d'une quinzaine de jours. Les variations d'abondance à court terme, d'un jour à l'autre, sont importantes et irrégulières. Par contre, les variations à moyen terme sont relativement moins fortes et plus régulières. L'abondance est maximale au cours de la seconde quinzaine de juillet (9 taons par heure et par piège appâté au gaz carbonique pour l'ensemble de la période du 18 au 22 juillet). Elle diminue fortement dès les premiers jours d'août (2 taons par piège et par heure). Elle est très faible au milieu du mois d'août (seulement 0,3 taon par piège et par heure). Les différences d'abondance entre les 3 premières périodes de capture sont très hautement significatives sur l'ensemble des stations (P inf. à 0,001).

La valeur moyenne de l'abondance observée en juillet et en août 1973, à l'aide de captures de 10 mn au filet à main et en présence de gaz carbonique, est de plus de 5 taons par relevé. Les stations prospectées sont les mêmes qu'en 1972. La valeur maximale de l'abondance journalière a été de plus de 17 taons par relevé, le 13 juillet. Le plan de capture utilisé en 1973 permet une étude suivie des fluctuations à court terme pendant 2 périodes distinctes de la saison (fig. 4). La première période présente une abondance moyenne plus élevée (plus de 6 taons par relevé) que la seconde (un peu moins de 4). La première période est marquée par 2 pics d'activité, le 13 et le 20 juillet. L'activité a été presque nulle le 14 et le 22 juillet (journées où il n'y a pas eu de captures systématiques). Les pics du 13 et du 20 juillet ont une allure dissymétrique, la croissance de l'abondance étant progressive et sa diminution étant brutale. Les différences d'abondance entre périodes de 3 jours consécutifs sont très hautement significatives sur l'ensemble des stations (P inf. à 0,001).

Au cours de l'été 1975, la valeur moyenne de l'abondance estimée par des captures de 5 mn au filet à main (sans dégagement de gaz carbonique) a été de 0,5 insecte par relevé. Un maximum de 2,4 taons par relevé a été atteint le 31 juillet. Les fluctuations à court terme (au cours d'une semaine) sont irrégulières. La variation de l'abondance à moyen terme est nettement unimodale, avec un maximum au cours de la semaine du 28 juillet au 1er août atteingant 1,2 taon par relevé (fig. 5). L'activité est nulle pendant la première semaine de juillet et très faible pendant les 2 suivantes (0,1 et 0,3 taon par relevé respectivement). Elle est à nouveau très faible au cours de la seconde semaine d'août (0,2 taon par relevé). Cette saison est remarquable par son maximum décalé vers la fin du mois de juillet. Les différences observées entre journées sont très hautement significatives (P inf. à 0,001).

2.13. — *Récapitulation.*

La période de vol massif ne dépasse guère 1 mois et demi (juillet et la 1re quinzaine d'août). Elle est parfois encore plus réduite, soit en début de saison (Briançonnais, en 1975), soit en fin de saison (les Orres, en 1976). Au cours de la période de vol massif, seules quelques journées sont marquées par une très forte activité. L'agressivité est en général maximale autour de la mi-juillet. Elle peut être plus forte vers le début (les Orres, en 1976) ou vers la fin (Briançonnais, en 1975) du mois. Les pics d'agressivité les plus marqués sont dissymétriques : l'abondance des taons augmente progressivement et diminue brutalement.

On a noté la présence de certaines espèces dès la mi-juin en Briançonnais et on a même observé un taon adulte vivant à la mi-septembre. La période de présence potentielle est donc de 3 mois environ. Les différences d'abondance entre années successives sont très importantes. L'été 1976 aux Orres est remarquable par la faiblesse de l'abondance des taons. Cette faiblesse est difficilement imputable à une efficacité réduite des panneaux adhésifs. La mesure de l'agressivité pour l'homme, effectuée sur les lieux mêmes du piégeage a confirmé que l'activité des taons était très faible réellement. On n'a pas observé en 1976 d'accumulation de taons dans les véhicules, ce qui est tout à fait exceptionnel dans cette région en été.

2.2. — *Variété et diversité*

2.21. — *Secteur des Orres.*

En juillet 1971, 31 espèces différentes ont été obtenues. Le nombre maximal d'espèces différentes capturées au cours d'une journée a été de 25. On n'a jamais pris moins de 5 espèces par jour et on a pris en moyenne 15 espèces différentes chaque jour. La valeur quotidienne de la diversité est comprise entre 0,9 et 3,3. Variété et diversité maximales ont été obtenues le 14 juillet, jour de capture de l'effectif maximal de taons. La valeur moyenne de la diversité est de 2,3. Variété et diversité ont peu varié au cours du mois.

En août 1970, la variété, comprise entre 2 et 8 espèces par jour, est de 4 espèces par jour en moyenne. La diversité, comprise entre 0,3 et 2,0, est en moyenne de 1,0. Seize espèces seulement ont été obtenues au total. La variété et la diversité maximales ont été obtenues le premier jour de capture (28 juillet). A partir du 3 août la diversité n'a pas dépassé 1,1.

En juillet 1976, on a pris au total 13 espèces. On a pris entre 0 et 8 espèces par

jour (3 espèces par jour en moyenne). La variété maximale a été observée le 1er juillet, premier jour de capture. La variété n'a pas dépassé 4 espèces par jour après le 12 juillet. La diversité, comprise entre 0 et 1,9, est en moyenne de 1,1. Après le 12 juillet, les effectifs sont très faibles et les valeurs de la diversité n'ont pas de signification.

2.22. — *Secteur du Briançonnais.*

En juillet 1972, on a pris au total 18 espèces. La variété journalière, comprise entre 1 et 18 espèces, a été en moyenne de 8 espèces par jour. Elle est minimale en début et en fin des captures (6 juillet et 18 août) et maximale le 18 juillet. La valeur journalière de la diversité est comprise entre 0 et 2,9 (valeur maximale observée le 18 juillet). La diversité calculée pour l'ensemble de la saison est de 2,2. Les valeurs les plus élevées de la variété et de la diversité ont été notées entre le 18 juillet et le 4 août.

En 1973, la valeur journalière de la variété, comprise entre 1 et 16, est en moyenne proche de 9. Au total, 20 espèces ont été capturées au cours de la saison. Les plus grandes valeurs de la variété ont été observées les 12 et 13 juillet, la valeur la plus faible le 2 août. La diversité, dont la valeur journalière est comprise entre 0 et 2,4, est de 2,3 pour l'ensemble des captures. Variété et diversité suivent les fluctuations des effectifs pris. Les plus grandes valeurs de la variété et de la diversité s'observent entre le 9 et le 18 juillet.

En 1975, la valeur journalière de la variété, comprise entre 0 et 5, est en moyenne de 3. On a pris au total 10 espèces. Les plus grandes valeurs de la variété ont été observées entre le 15 juillet et le 8 août. La valeur journalière de la diversité est comprise entre 0 et 1,4. La diversité calculée sur l'ensemble des captures est de 1,2. Elle varie peu et de manière aléatoire, probablement en raison de la faiblesse des effectifs capturés certains jours.

2.23. — *Récapitulation.*

L'évolution de la variété et de la diversité est fortement liée à celle de l'abondance. On observe les valeurs les plus élevées de ces paramètres au cours de la seconde quinzaine de juillet. Si ces indices sont parfois très faibles en début de saison, ils diminuent toujours très rapidement après le début du mois d'août.

2.3. — *Constances et fréquences*

Les constances n'ont été calculées que pour les résultats des captures effectuées suivant un plan déterminé et avec un même moyen de capture.

2.31. — *Secteur des Orres.*

En juillet 1971, le peuplement est dominé (fig. 6A) par *Tabanus bromius* L., dont les fréquences sont plutôt croissantes, et par *Haematopota pluvialis* L., dont les fréquences sont plutôt décroissantes. Les 2 autres espèces de fréquences élevées au début du mois sont *T. quatuornotatus* et *T. maculicornis*. Mais leurs fréquences diminuent rapidement ensuite. Enfin, 2 espèces, presque absentes dans les premiers jours du mois, *T. glaucopis* et *Philipomyia aprica*, ont des fréquences peu élevées mais croissantes à

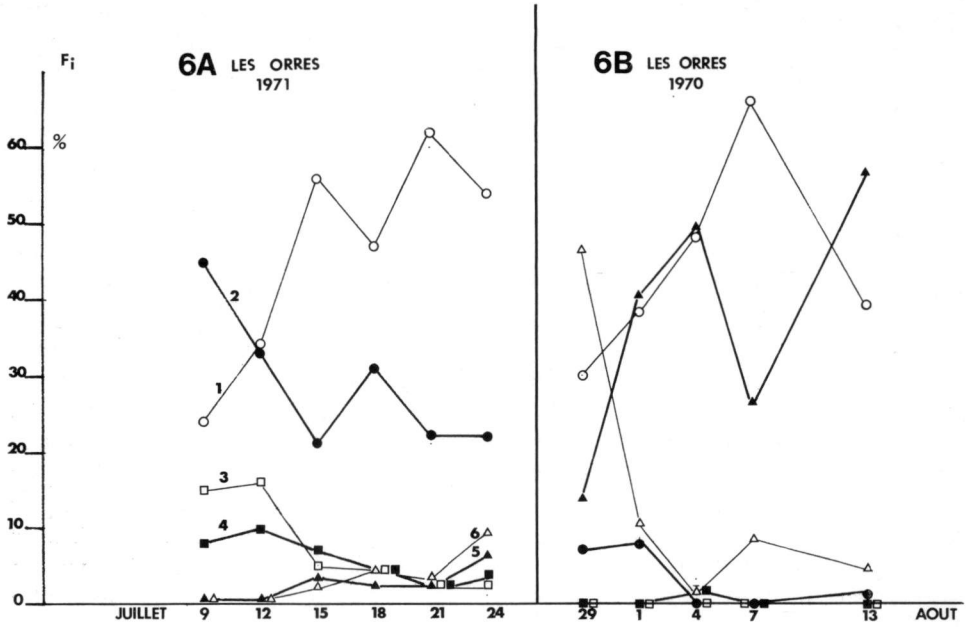


FIG. 6. — *Evolution des fréquences de T. bromius* (1), *H. pluvialis* (2), *T. maculicornis* (3), *T. quatuornotatus* (4), *T. glaucopis* (5), et *P. aprica* (6) *aux Orres en* 1971 (6A) *et en* 1970 (6B).

partir de la mi-juillet. Les autres espèces ont des fréquences très faibles ou des fréquences dont l'évolution n'est pas interprétable simplement.

En août 1970 (fig. 6B), on note aussi une prédominance de *T. bromius*, mais associée à celle de *T. glaucopis*. Les fréquences de *P. aprica* et d'*H. pluvialis* diminuent très rapidement. *T. quatuornotatus* est presque totalement absent et *T. maculicornis* n'a pas été pris au cours de cette période.

En juillet 1976, *H. pluvialis*, dont la fréquence diminue légèrement au cours du mois (fig. 7) domine très nettement le peuplement. Les 2 autres espèces non négligeables (*T. bromius* et *Hybomitra montana*) ont une fréquence plutôt croissante à la fin du mois.

2.32. — *Secteur du Briançonnais.*

En 1972 (fig. 8), on n'a pas calculé les fréquences correspondant à la dernière période de capture en raison des faibles effectifs pris. *T. quatuornotatus* domine la première période de l'été. Son importance diminue au cours de la saison. *T. maculicornis*, avec des effectifs moindres, suit une évolution analogue. Au contraire, *P. aprica*, *T. bromius* et *T. glaucopis*, rares ou absents en début de saison, deviennent plus fréquents par la suite. *H. pluvialis* a toujours une fréquence élevée, qui est maximale au cours de la seconde quinzaine de juillet. Parmi les espèces moins importantes, *Hybomitra auripila* a une fréquence décroissante au cours de la saison. *H. montana* et *H. caucasica* ont au contraire des fréquences croissantes. Les fréquences des principales espèces (*T. quatuornotatus*, *P. aprica*, *H. pluvialis*, *T. bromius*, *T. maculicornis*, *T. glaucopis* et *H.*

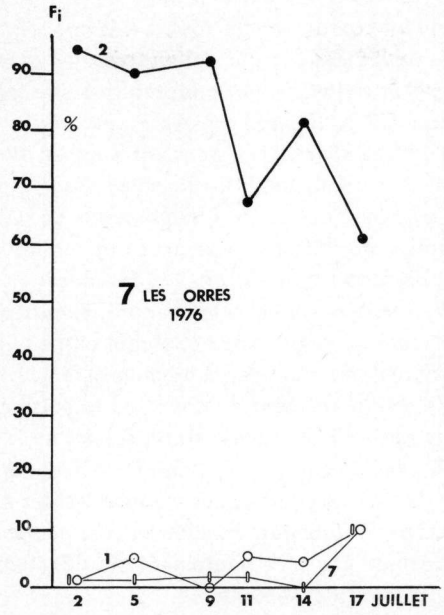


FIG. 7. — *Evolution saisonnière des fréquences des espèces aux Orres en* 1976 (7 = *H. montana, autres espèces : voir fig.* 6).

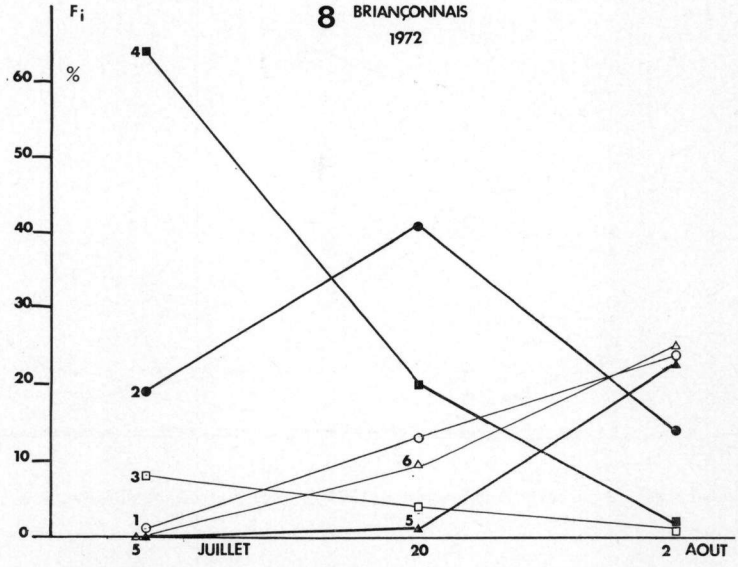


FIG. 8. — *Evolution des fréquences en Briançonnais en* 1972 (*espèces : voir fig.* 6).

auripila) diffèrent très significativement entre les 3 périodes d'observation (P inf. à 0,001).

Les constances évoluent comme les fréquences. L'importance de *T. quatuornotatus* est mise en évidence très nettement puisque cette espèce est présente dans 80 p. 100 des relevés au début du mois de juillet. *H. auripila*, malgré une fréquence faible, est présente avec régularité dans 25 p. 100 des relevés en juillet. En août, les constances de toutes les espèces sauf *H. montana* et *T. glaucopis* sont en diminution. Le caractère tardif de ces espèces est donc confirmé. Pour la plupart des espèces, les constances les plus élevées sont notées au cours de la seconde quinzaine de juillet.

Pour le même ensemble de stations, mais avec une méthode de capture différente, on observe en 1973 une dominance de *P. aprica* et *H. caucasica* au cours de la seconde semaine de juillet (fig. 9). De la mi-juillet à la mi-août, *P. aprica* domine seul le peuplement. La fréquence d'*H. caucasica* diminue nettement entre juillet et août. Les espèces suivantes par ordre d'importance relative, *T. bromius* et *H. pluvialis*, ont des fréquences croissant légèrement et irrégulièrement au cours de la saison. Avec des effectifs plus faibles, *T. quatuornotatus* est limité au début de la saison et *T. glaucopis* à la fin de la saison. *H. auripila* et *T. maculicornis*, avec des effectifs encore plus faibles, ont des fréquences diminuant entre juillet et août. Les fréquences des espèces les plus communes (*P. aprica*, *H. caucasica*, *T. bromius*, *H. pluvialis*, *T. quatuornotatus*, *T. glaucopis* et *H. montana*) diffèrent de manière très hautement significative (P inf. à 0,001) entre périodes de capture de 3 jours consécutifs.

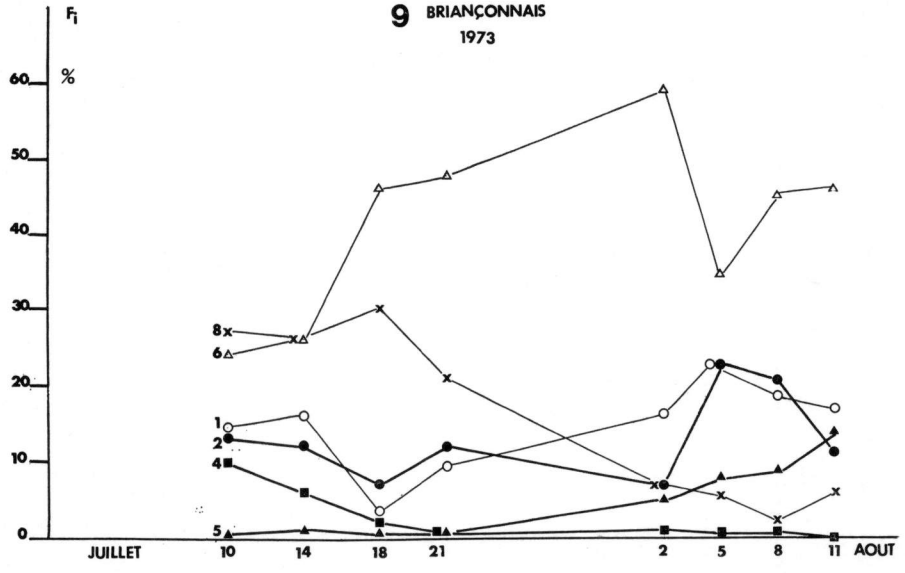


FIG. 9. — *Evolution des fréquences en Briançonnais en* 1973 (8 = *H. caucasica, autres espèces : voir fig.* 6).

La constance de *T. quatuornotatus* est assez élevée en début de saison (environ 40 p. 100) malgré une fréquence faible, inférieure à 10 p. 100. Il en est de même pour *T. glaucopis* en fin de saison (constance supérieure à 30 p. 100 et fréquence inférieure à

10 p. 100), pour *H. montana* à la mi-juillet (27 p. 100 contre 5 p. 100) et pour *H. auripila* au début de juillet (17 p. 100 contre 3 p. 100).

Au cours de l'été 1975 (fig. 10), *P. aprica* et *H. caucasica* sont encore les espèces dominantes. Leurs fréquences varient peu. *T. quatuornotatus* et *H. auripila*, présents en début de saison, disparaissent rapidement. A l'opposé, les fréquences d'*H. pluvialis* et *H. montana* croissent légèrement. Parmi les espèces peu importantes, *T. maculicornis* n'est présent qu'avant la mi-juillet et *T. glaucopis* qu'à partir des derniers jours de juillet. Bien qu'elles soient faibles, les variations de la fréquence de *P. aprica* sont très hautement significatives (P inf. à 0,001). Les constances des 3 principales espèces (*P. aprica*, *H. caucasica* et *H. montana*) sont maximales à la fin du mois de juillet. Cependant celle de *P. aprica* n'excède pas 48 p. 100, celle d'*H. caucasica* 18 p. 100 et celle d'*H. montana* 7 p. 100. Elles sont assez peu différentes des fréquences de ces espèces.

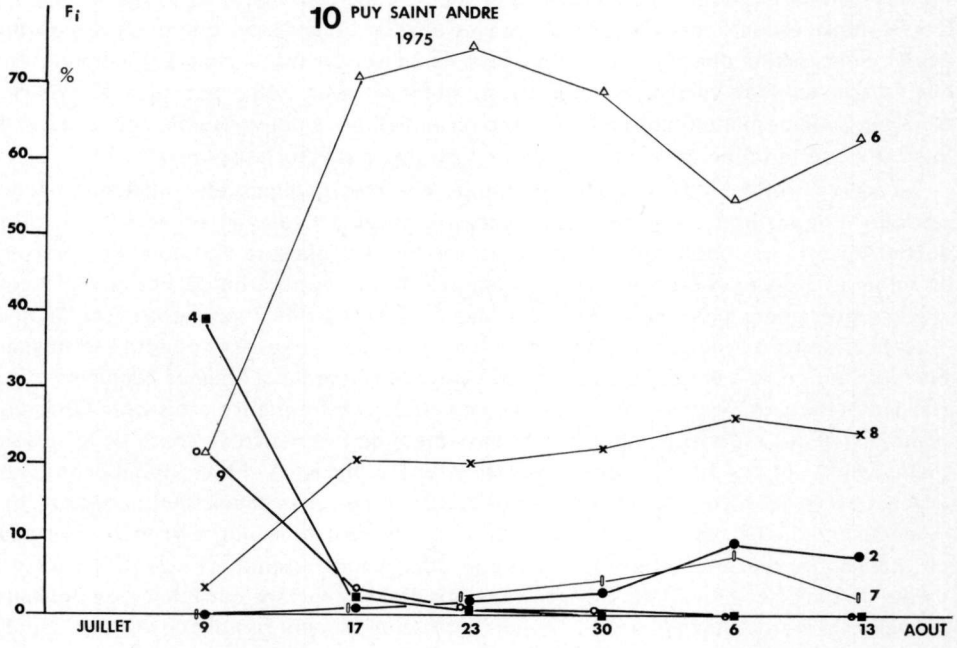


FIG. 10. — *Evolution des fréquences en Briançonnais en* 1975
(9 = *H. auripila, autres espèces : voir fig.* 6, 7 *et* 8).

2.33. — *Récapitulation.*

Au cours d'années successives, dans des secteurs différents et avec des moyens de capture variés, on note une certaine concordance dans l'ordre de succession des différentes espèces au cours de la saison. *T. quatuornotatus* est toujours une espèce plus fréquente en début de saison, souvent capturée dès la mi-juin. *H. auripila* et *T. maculicornis* ont également des fréquences décroissantes au cours de la saison. *T. glaucopis* est la seule espèce de fréquence nettement croissante en fonction de la date. Elle est aussi l'une des dernières à voler après la mi-août. Un individu vivant a été vu à la mi-septembre. *T. bromius*, *P. aprica*, *H. caucasica*, *H. pluvialis* et *H. montana* sont

les plus fréquentes en milieu de saison. Ces espèces parfois très communes sont présentes en effectifs importants tout au long de la saison. Par contre, on observe des changements très importants dans les fréquences relatives des espèces principales d'une année à l'autre. Aux Orres, *T. bromius* est dominant en 1970 et 1971, *H. pluvialis* en 1976. En Briançonnais, *T. quatuornotatus* est l'espèce la plus fréquente en 1972, mais *P. aprica* et *H. caucasica* dominent le peuplement en 1973 et 1975.

3. — Discussion et conclusion

Dès 1945, Bouvier remarque que les taons ne sont présents en Suisse que du 15 juin aux premiers jours d'août et qu'ils ne sont très abondants que pendant quelques journées de la première quinzaine de juillet. Pernot-Visentin (1972), se fondant sur des données quantitatives, aboutit à la même conclusion pour la faune du Haut-Doubs. Nos résultats sont en accord avec les observations de ces auteurs. Ceux-ci ont également constaté que si la faune du début de la saison est parfois peu abondante, elle est souvent très variée. Si nous avons observé pour notre part que la variété était généralement maximale autour de la mi-juillet, nous pouvons affirmer en accord avec eux que la faune de la fin de la saison est très pauvre en espèces.

Pernot-Visentin (1972) sépare les taons en trois groupes en fonction de leur période d'apparition : espèces printanières, espèces estivales et espèces constantes durant toute la période d'apparition des taons. Nous proposons également de classer les taons en 3 groupes d'après leur phénologie. Mais nous nous limiterons aux espèces assez représentées pour ne retenir que des différences statistiquement sûres. Notre classification sera fondée sur le sens de la variation des fréquences pendant la saison. Nous distinguerons des espèces de fréquences décroissantes (*Tabanus quatuornotatus*, *Hybomitra auripila*, *Tabanus maculicornis*), une espèce de fréquence croissante (*Tabanus glaucopis*) et des espèces passant par un maximum de fréquence au cours de la saison (*Philipomyia aprica*, *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis*). Nous appellerons ces espèces précoces, tardive et euryphènes (de *eurus* : large et de *phainesthai* : apparaître), respectivement. Le caractère précoce de *Tabanus quatuornotatus*, *Hybomitra auripila* et *Tabanus maculicornis* était déjà souligné par Pernot-Visentin (1972). Il en est de même du caractère tardif de *Tabanus glaucopis* et du caractère euryphène de *Tabanus bromius* et d'*Haematopota pluvialis*. Trojan (1958) a également remarqué dans la région de Varsovie le remplacement de *Tabanus maculicornis* par *Tabanus bromius* au cours de la saison.

Les paramètres les plus adaptés à la description de l'importance et de la composition d'un peuplement de taons sont l'abondance et les fréquences des principales espèces. La variété et la diversité dépendent trop étroitement de la taille des relevés, quand ceux-ci sont petits, pour permettre un jugement objectif. La diversité ne varie que dans des limites restreintes et n'est pas un indicateur très sensible. Les constances ne présentent d'intérêt que dans le cas des espèces relativement peu fréquentes mais assez régulièrement réparties.

Ce travail confirme et précise des faits déjà connus, en se fondant sur des données quantitatives, collectées en majeure partie selon un plan rationnel et soumises, dans les cas où c'était possible, à une analyse statistique. Cet aspect quantitatif et statistique donne davantage de poids aux faits mis en évidence. La variété des situations étudiées

(périodes, secteurs, moyens de capture) permet de dégager les traits généraux de la phénologie des taons en milieu montagnard et subalpin et de prendre conscience de la très grande variabilité des phénomènes observés.

Reçu pour publication en juin 1977.

Remerciements

Monsieur P. Grison, Directeur de Recherches à l'I.N.R.A. (Recherches forestières, La minière) et Monsieur B. Servais (O.P.I.E., Versailles) nous ont permis de nous associer aux travaux de la D.G.R.S.T. dans les Hautes-Alpes. Monsieur J. Giban, Chef du Département de Recherches cynégétiques et Protection de la Faune sauvage (I.N.R.A., Jouy-en-Josas) a bien voulu diriger nos recherches en Briançonnais. Monsieur F. SPITZ, Directeur du Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique, nous a généreusement accordé l'hospitalité à la Station d'Ecologie du Briançonnais. Nous leur exprimons nos plus vifs remerciements.

Summary

The seasonal evolution of adult gad-fly groups in the department Hautes-Alpes

The seasonal evolution of adult gad-fly groups was observed in the department Hautes-Alpes from 1970 to 1976, 1974 excepted. On an average, 22 captures a year were carried out in July and August with traps (type Manitoba), adhesive traps and hand nets. More than 17 600 insects were captured. Five parameters were studied : abundance, variety, diversity, frequences and constancies. During the second fortnight of July abundance is maximal, but rapidly diminishes during the first fortnight of August : its short-term variations are important and irregular. Variety and diversity follow the same evolution as abundance, but their fluctuations are very damped.

In the early season the most frequent species are *Tabanus quatuornotatus* MEIG. et *T. maculicornis* ZETT. *Philipomyia aprica* (MEIG.), *Haematopota pluvialis* (L.) and *T. bromius* L. are rather species of the mid-season. *T. glaucopis* MEIG. is a late species.

Références bibliographiques

BAUER H.,WETZEL H., 1974. Versuche mit Fliegenfallen zur Tabanidenbekämpfung auf der Weide. *Tierärzt. Umschau*, **29,** 206-210.

BOUVIER G., 1945. Les Tabanidés de la Suisse. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **19,** 409-466.

DAJOZ R., 1971. Précis d'écologie. Dunod, Paris, 434 p.

ODUM E. P., 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphie, 547 p.

PERNOT-VISENTIN O., 1972. Les *Tabanidae* (*Diptera*) du Haut-Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phénologiques. Thèse de spécialité, univ. de Besançon.

RAYMOND H. L., 1976. Les taons (*Diptera, Tabanidae*) du département des Hautes-Alpes. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8,** 443-456.

RAYMOND H. L., 1977. Action de l'anhydride carbonique et de facteurs visuels sur les performances de pièges « Manitoba » modifiés en milieu montagnard. *Entomol. exp. appl.*, **21,** 121-129.

SERVICE M.W., 1973. Observations on the flight activities of *Chrysops caecutiens* L. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **67**, 445-454.

THORSTEINSON A. J., BRACKEN G. K., HANEC W., 1965. The orientation behaviour of horse flies and deer flies (*Tabanidae, Diptera*). III. The use of traps in the study of orientation of Tabanids in the field. *Entomol. exp. appl.*, **8,** 189-192.

TROJAN P., 1958. The ecological niches of certain species of horse flies (*Diptera, Tabanidae*) in the Kampinos forest near Warsaw. *Ekol. polska*, **6,** 53-129.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 553-562.

Etude de la phéromone sexuelle de la cochylis de la vigne *Eupoecilia (Clysia) ambiguella*, HB Lépidoptère *Tortricoidea, Cochylidae*

P. SAGLIO, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, Martine LETTERE, D. JAOUEN (*) et Jacqueline MERCIER (**)

Laboratoire des Médiateurs chimiques,
Domaine de Brouessy,
78470 Magny les Hameaux.

(*) *Ecole Normale Supérieure,*
Laboratoire de Chromatographie,
24, rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05.

(**) *Groupement Régional de Mesures physiques,*
Centre de Spectrochimie,
75230 Paris Cedex 05.

Résumé

Par chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse, on a pu montrer que l'acétoxy-1 dodécène-9Z était le constituant principal de la sécrétion phéromonale de la Cochylis de la vigne : Eupoecilia (Clysia) ambiguella Hb. Ce composé est capable de déclencher en olfactomètre, à la dose de 1ng, un comportement sexuel caractéristique chez le mâle, mais est insuffisant pour l'orienter vers la source émettrice. L'addition de 10 p. 100 de dodécène-11 ol-1 à l'acétoxy-1 dodécène-9Z améliore considérablement l'orientation du mâle, ce qui laisse supposer que ce mélange constitue un leurre synthétique utilisable pour la surveillance agricole de ce ravageur.

Introduction et méthodologie

La Cochylis de la vigne : *Eupoecilia* (*Clysia*) *ambiguella* Hb. est, avec l'Eudémis (*Lobesia botrana* Schiff.), 1 des 2 lépidoptères ravageurs importants du vignoble. Ces 2 insectes sont responsables de dégâts analogues souvent confondus. Selon les régions et les années, la proportion entre les 2 espèces varie et il est nécessaire, pour appliquer les méthodes de protection, de surveiller les 2 espèces avec des moyens efficaces et sélectifs.

La surveillance de l'Eudémis étant maintenant assurée par piégeage sexuel des mâles au moyen d'attractifs de synthèse (C. Descoins 1974, R. Roehrich *et al.* 1976) il nous a paru utile d'en rechercher également pour les mâles de la Cochylis (Saglio 1976).

Les Cochylis utilisées, originaires de la Vallée du Rhône ont été élevées à 23° et sous photopériode de jours longs (16 h de jour-8 h de nuit) sur un milieu artificiel

dérivé de celui déjà utilisé pour l'Eudémis (G. Guennelon, 1970). Les sexes sont séparés au niveau des chrysalides pour éviter tout contact entre eux.

Les glandes sécrétrices de phéromones sont prélevées sur des femelles vierges âgées de 3 à 5 jours. Les tests d'activité des produits isolés ou synthétisés sont effectués sur des mâles naifs du même âge dans un olfactomètre à tubes de verre dérivé de celui décrit par L. L. Sower *et coll.*, 1973.

Lorsqu'il est soumis dans l'olfactomètre à un courant d'air chargé des effluves de la phéromone sexuelle de sa femelle, le mâle de la Cochylis présente une réponse comportementale caractéristique dont on a regroupé les différentes phases en 4 séquences : R_1, R_2, R_3 et R_0 d'intensité croissante.

R_1 correspond à des lissages ou mouvements d'antennes ou à de brefs sursauts sans déplacement, s'il y a déplacement (vol ou marche) il est désordonné.

R_2 correspond à la sortie des pièces génitales sans bourdonnement ou à un bourdonnement sans sortie des pièces génitales, avec (ou sans) déplacements dans les 2 cas.

R_3 correspond à un bourdonnement avec sortie des pièces génitales accompagné de déplacements orientés ou non.

R_0 correspond à un vol (ou à une marche) orienté(e) vers la source émettrice pendant au moins 10 cm, pièces génitales évaginées.

L'analyse chimique du contenu de la glande sécrétrice de phéromone de la femelle a été effectuée de 2 façons :

a) Par chromatographie en phase gazeuse directe des substances volatiles produites par des lots de 5 à 10 glandes, celles-ci étant introduites en même temps, juste après leur prélèvement, dans le chromatographe au moyen d'un injecteur à microcapsules : Perkin-Elmer M-S 41 chauffé à 150°.

b) Par une 1re chromatographie sur colonne Kieselgel 60, 70-230 mesh, d'un extrait hexanique de 500 à 1 000 glandes, suivie d'une chromatographie en phase gazeuse de la fraction active obtenue (fraction éluée par un mélange pentane : éther 90-10).

Résultats

Les figures 1 et 3 montrent les chromatogrammes obtenus respectivement par analyse directe des substances volatiles provenant de 10 glandes sur colonne apolaire (5 p. 100 SE-30, 150°) et sur colonne polaire (5 p. 100 E.C.N.S.S.M., 130°).

A titre de comparaison les figures 2 et 4 montrent les chromatogrammes obtenus respectivement avec 10 extrémités abdominales de mâles (SE-30, 150°) et avec un aliquote de la fraction active de la chromatographie sur colonne (E.C.N.S.S.S. 5 p. 100, 130°) de l'extrait hexanique de 500 glandes à phéromone prélevées sur des femelles vierges « appelantes ».

En recueillant en sortie de colonne de chromatographie en phase gazeuse à intervalles de temps constants, les effluents de ces différentes analyses et en éprouvant sur les mâles les différentes fractions obtenues, on constate que l'activité (de 30 à 75 p. 100 de R_2) est toujours concentrée au niveau du pic A lorsque celui-ci est présent.

Le temps de rétention du pic A sur colonne apolaire, l'identifie à un acétate de

Figure 1

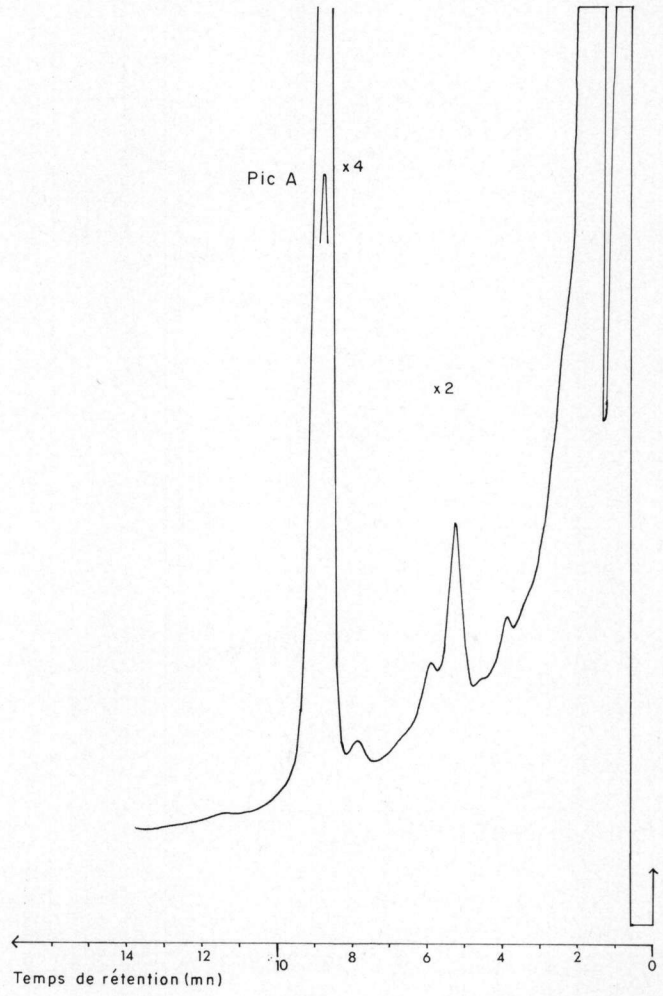


FIG. 1. — *Chromatogramme en phase gazeuse obtenu par injection directe de* 10 *glandes à phéromone de femelles vierges de Cochylis sur colonne apolaire* : 5 p. 100 SE-30, 3 m, 1/8″ *à* 150° *sur varaport*-30 (*injecteur à microcapsules PERKIN-ELMER, M-S* 41, *chromatographe PERKIN-ELMER* 3920).

Figure 2

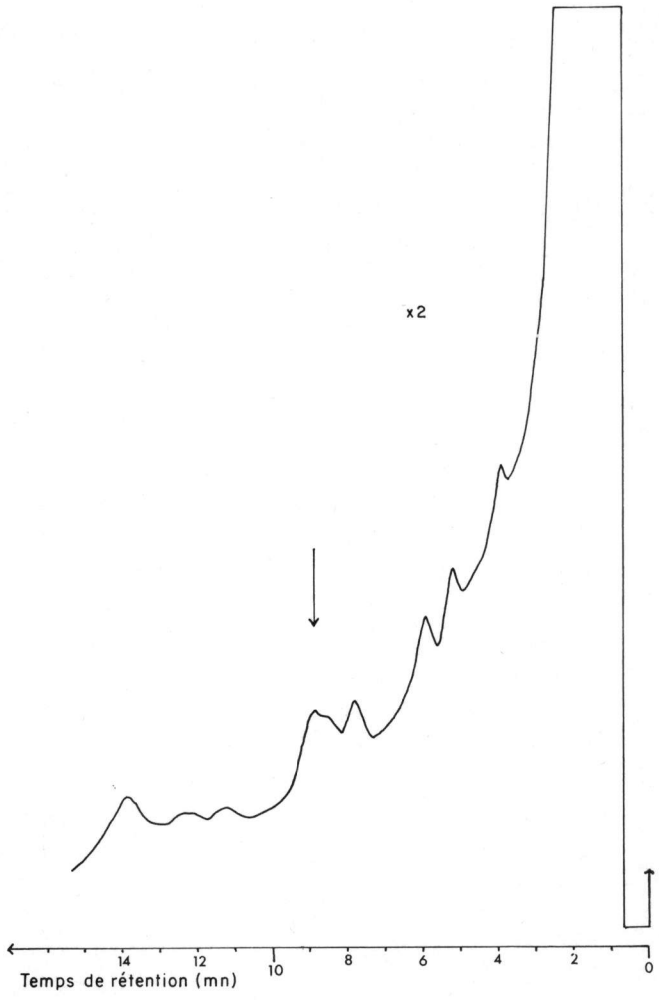


FIG. 2. — *Chromatogramme en phase gazeuse obtenu par injection directe de 10 extrémités abdominales de mâles de Cochylis (Mêmes conditions expérimentales que celles de la fig.* 1).

Figure 3

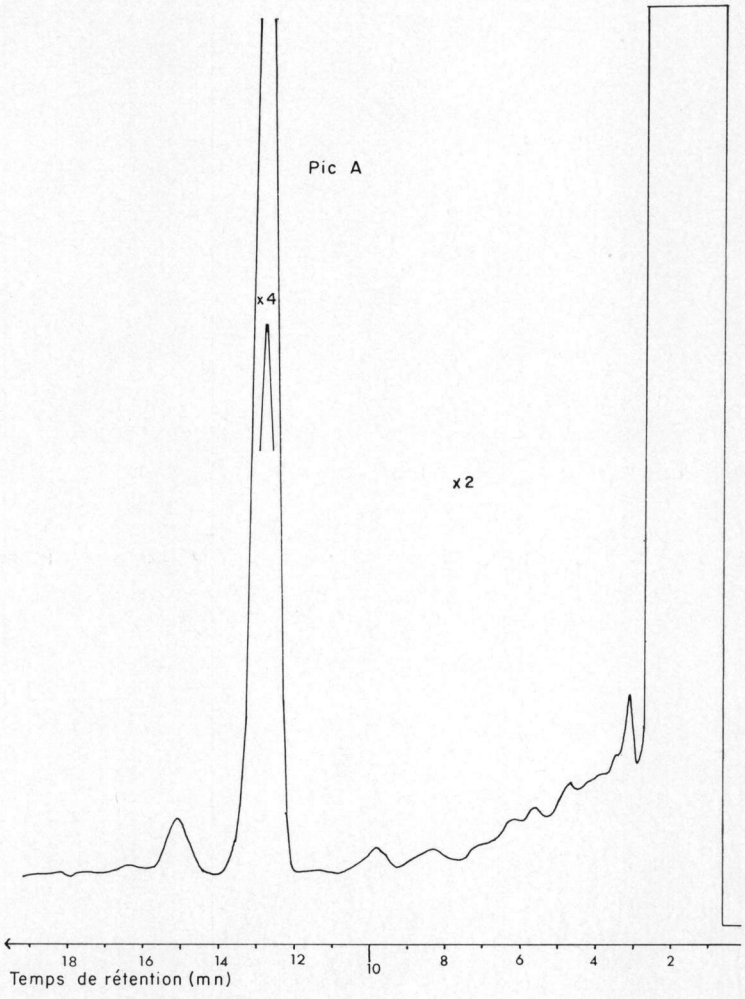


FIG. 3. — *Chromatogramme en phase gazeuse obtenu par injection directe de 10 glandes à phéromone de femelles vierges de Cochylis sur colonne polaire : 5 p. 100 E.C.N.S.S.M., 3 m, 1/8" à 130° sur Gas Chrom Q 100-120 mesh. (Même injecteur et même chromatographe que ceux utilisés dans le 1er chromatogramme).*

Figure 4

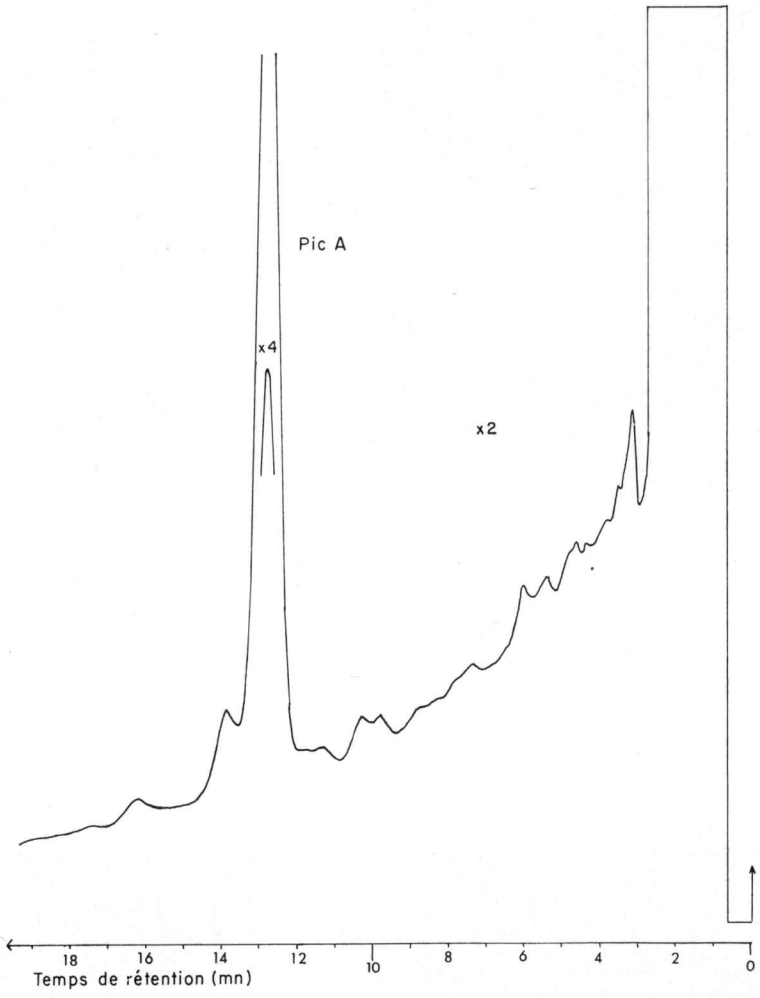
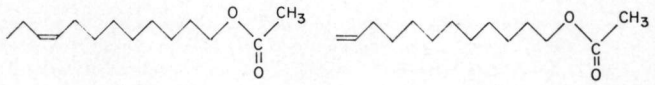


FIG. 4. — *Chromatogramme en phase gazeuse obtenu par analyse d'un aliquote* (1 µl) *de la fraction active* (100 µl) *obtenue après chromatographie sur acide silicique d'un extrait hexanique de* 500 *glandes à phéromone de femelles vierges de Cochylis. Colonne polaire* 5 p. 100 *E.C.N.S.S.M.*, 3 *m*, 1/8″ *à* 130° *sur Gas Chrom Q* 100-120 *mesh* (*chromatographe PERKIN-ELMER* 3920).

dodécènyl sans qu'il soit possible de préciser la position et la géométrie de l'insaturation.

Nous avons ensuite comparé sur différentes colonnes polaires (dont une colonne capillaire de verre de Carbowax 20 M), le temps de rétention du pic A avec ceux de tous les acétates de docécènyl authentiques Z et E, on constate alors que ce pic a le même temps de rétention que l'acétoxy-1 dodécène-9Z (Z-9 DDA) (1) et l'acétoxy-1 dodécène-11 (11-DDA) (2), non séparés dans les conditions utilisées.

Pour lever cette imprécision, le pic A a été époxydé par l'acide meta chloroperbenzoïque (Weatherston 1976). Le temps de rétention de l'époxyde ainsi obtenu est égal à celui de l'époxyde authentique provenant du Z-9 DDA, facilement séparable de celui provenant du 11-DDA.



(1) (2)

Le pic A, principal ou seul (?) constituant de la sécrétion phéromonale de la femelle vierge de la Cochylis et dont l'intensité varie en fonction de l'activité d'appel de la femelle, serait donc l'acétoxy-1 dodécène-9Z.

Cette attribution est confirmée par spectrographie de masse couplée à la chromatographie en phase gazeuse (fig. 5 et 6), quoique la grande similitude des spectres de masse des différents acétates de dodécènyl ne permette pas une attribution univoque.

Le tableau 1 rassemble les résultats des tests olfactométriques de la série des acétoxy-1 dodécènes Z et E, à la dose de 1 µg sur le mâle : les pourcentages indiqués sont les moyennes des différents essais.

TABLEAU 1

Chaque test est effectué sur 8 mâles à la fois et répété 5 fois

Nature des produits testés	Dose	p. 100 R_1	p. 100 R_2	p. 100 R_3	p. 100 R_0
E-2 DDA	1ng	0	0	0	0
E-3 DDA	—	0	0	0	0
E-4 DDA	—	0	0	0	0
E-5 DDA	—	0	0	0	0
E-6 DDA	—	0	0	0	0
Z-6 DDA	—	0	0	0	0
E-7 DDA	—	0	0	0	0
Z-7 DDA	—	0	0	0	0
E-8 DDA	—	0	0	0	0
Z-8 DDA	—	5	0	0	0
E-9 DDA	—	0	0	0	0
Z-9 DDA (*)	—	90	75	75	10
E-10 DDA	—	0	0	0	0
Z-10 DDA	—	27	0	0	0
11-DDA	—	40	2	0	0
extrait naturel	10^{-2} FE	97	43	83	63

(*) à 99,7 p. 100 de pureté stérique.

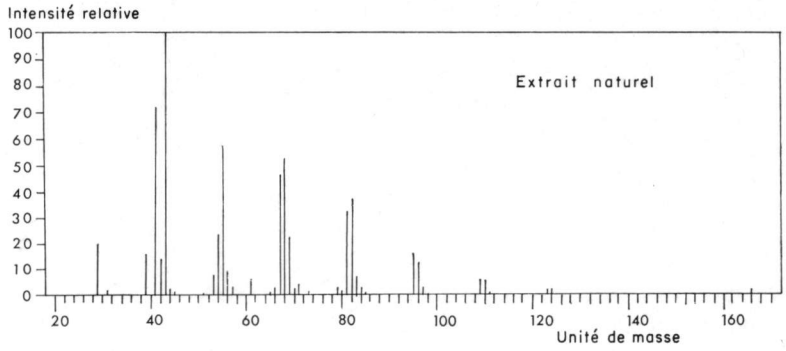


FIG. 5. — *Spectre de masse normalisé du pic actif « A » de l'extrait hexanique de glandes à phéromone de femelles vierges de Cochylis obtenu par couplage entre un chromatographe en phase gazeuse (PYE-UNICAM) et un spectrographe de masse (M. S 30, A.E.I.). Colonne polaire Carbowax 20 M, 3, 1/8″ à 130° sur Gas Chrom Q 100-120 mesh.*

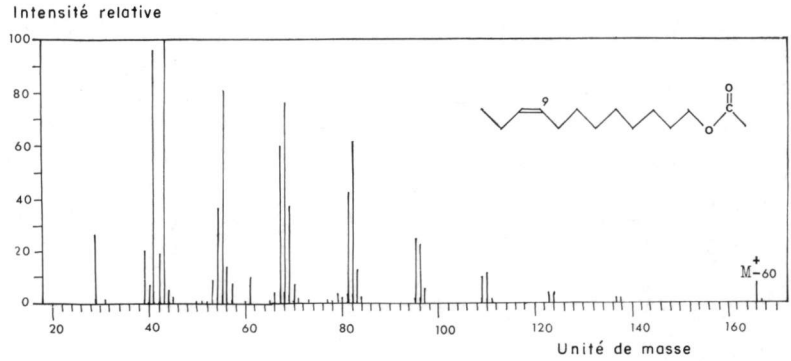


FIG. 6. — *Spectre de masse normalisé de l'Acétoxy-1 dodécène-9Z authentique (Z-9 DDA) obtenu par couplage entre un chromatographe en phase gazeuse et un spectromètre de masse (mêmes conditions expérimentales que celles de la fig. 5).*

Conformément à ce qu'on pouvait attendre d'après les résultats précédents, le Z-9 DDA est de loin le produit le plus actif. Il est capable de déclencher, dans les conditions de nos expériences, un comportement sexuel chez le mâle identique en intensité avec celui obtenu avec l'extrait naturel, mais non orienté : 10 p. 100 de R_0 pour le Z-9 DDA contre 63 p. 100 avec 10^{-2} FE. (F. E. = *F*emelle *E*quivalent ou quantité de produit actif présent dans l'extrait d'une glande à phéromone de femelle vierge. Dans le cas de la Cochylis, 1 F.E. équivaut à 100 ng de Z-9 DDA environ).

Parmi les autres produits éprouvés seuls les Z-8, Z-10 et 11 DDA sont légèrement actifs sur les mâles mais les réactions comportementales qu'ils induisent sont peu significatives.

Tous les composés possédant une double liaison E sont inactifs et le E-9 DDA exerce même un effet inhibiteur très marqué à la fois sur le Z-9 DDA et sur l'extrait naturel comme on peut le voir sur le tableau 2 :

TABLEAU 2

Nature des produits testés	p. 100 R_1	p. 100 R_2	p. 100 R_3	p. 100 R_0
10^{-2} FE	97	43	83	63
10 pg E-9 DDA + 10^{-2} FE	80	28	22	4
50 pg E-9 DDA + 10^{-2} FE	70	20	20	0
100 pg E-9 DDA + 10^{-2} FE	30	0	0	0

Cet effet inhibiteur du E-9 DDA n'exclut cependant pas sa présence en quantités inférieures à 2 p. 100 dans l'extrait naturel. Il pourrait même y jouer un effet synergiste comme cela a déjà été observé pour d'autres lépidoptères avec des produits différents, M. Beroza et coll. 1973.

Tous les dodécènols (éprouvés aussi à la dose de 1 ng) sont inactifs sauf les E-7 DDol (14 p. 100 de R_1, 12 p. 100 de R_2), Z-8 DDol (7 p. 100 de R_1). Z-9 DDol (18 p. 100 de R_1) et 11 DDol (32 p. 100 de R_1) mais aucun de ces produits n'a pu être retrouvé dans l'extrait naturel.

Afin d'améliorer le pouvoir attractif du Z-9 DDA, nous lui avons ajouté en quantités variables diverses substances susceptibles d'avoir un effet synergiste. Parmi les très nombreuses formulations éprouvées (85 en tout), 5 seulement ont été retenues (tabl. 3).

TABLEAU 3

Formulations éprouvées	Dose	Orientation	Comportement sexuel
Z-9 DDA/11-DDOl (90 p. 100-10 p. 100)	1ng	+++	+++
Z-9 DDA, E-7 DDOl, 11 DDOl (80 p. 100, 10 p. 100, 10 p. 100)	—	++	++
Z-9 DDA, E-9 DDOl 11 DDOl (80 p. 100, 10 p. 100, 10 p. 100)	—	++	++
Z-9 DDA, DDOl (90 p. 100, 10 p. 100) .	—	+++	++

(+) De 0 à 30 p. 100 de réaction des mâles.
(++) de 30 à 60 p. 100 de réaction.
(+++) plus de 60 p. 100 de réaction.

Le dodécanol (DDOl) et le 11-dodécènol (11-DDOl) synergisent le Z-9 DDA en dessous de 10 p. 100, en améliorant surtout la réaction orientée des mâles (60 p. 100 de R_0, avec 10 p. 100 de 11-DDOl dans le Z-9 DDA, contre 10 p. 100 seulement avec le Z-9 DDA pur).

Ces formulations semblent les plus prometteuses pour attirer les mâles de Cochylis dans le vignoble.

Récemment ARN et coll., 1976, ont également prouvé la présence de Z-9 DDA dans la sécrétion phéromonale de la Cochylis. Ce travail effectué indépendamment confirme nos résultats.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Study of the sex pheromone of Eupoecilia (Clysia) ambiguella Hb.
Lepidoptera Tortricoidea, Cochylidae.

By gas chromatography and mass spectrometry, it has been proved than Z-9 dodecenyl acetate was the main component of the sex-pheromone of Eupocilia ambiguella Hb. This compound is able to induce in an olfactometer, at the 1 ng level, a characteristic sexual behavior for the male moth but is inadequate to orient this male to the emission source.

Addition of 10 p. 100 of 11-dodecenol to Z-9 dodecenyl acetate gives a better orientation for the male, this suggests that this blend may be a potent sex lure for monitoring insect populations in the field.

Références bibliographiques

ARN H., RAUSCHER S., BUSER H. R., ROELOFS W. L., 1976. Sex pheromone of *Eupoecilia ambiguella*: cis-9 dodecenyl acetate as a major component *Z. Naturforsch.*, **31c,** 449-503.

BEROZA M., GENTRY C. R., BLYTHE J. M., MUSCHIK G. M., 1973. Isomer content and other factors influencing captures of oriental fruit moth by synthetic pheromone traps. *J. Econ. Entomol.*, **66** (6) 1307-1311.

DESCOINS C., LALANNE-CASSOU B., SAMAIN D., 1974. Sur des attractifs sexuels synthétiques pour l'Eudémis de la vigne Lobesia botrana (Schiff.) (Lépidoptère Tortricidae). *C. R. Acad. Sci.* (D) **279,** 907-910.

GUENNELON G., SENDER C., D'ARCIER F., AUDEMARD H., 1970. Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage au laboratoire des larves de l'Eudémis de la vigne, Lobesia botrana Den et Schiff. (Lepidoptera, Tortricidae) *Ann. Zool. Ecol anim.* **2** (1) 51-77.

ROEHRICH R., CARLES J. P., DARRIOUMERLE Y., PARGADE P., LALANNE-CASSOU B., 1976. Essais en vignoble de phéromone de synthèse pour la capture des mâles de l'Eudémis (*Lobesia botrana* Schiff.) *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8,** 473-480.

SAGLIO P., 1976. L'acétoxy-1 dodécène-9Z, principal constituant de la phéromone sexuelle de la Cochylis de la vigne. Journées sur les phéromones sexuelles des Lépidoptères, Station de zoologie Domaine de la Grande Ferrade, Pont de la Maye. Octobre 1976.

SOWER L. L., VICK K. W. et LONG J. S., 1973. Isolation and preliminary biological studies of the female produced sex pheromone of *Sitotraga cerealella* (*Lepidoptera Gelechiidae*). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **66,** 184-187.

WEATHERSON J., 1976. Résultats non publiés.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 563.

Assemblée générale des Zoologistes de l'I. N. R. A. sur le thème « Variabilité des populations » La Grande-Motte, 7-8 octobre 1976

Pour reprendre une tradition délaissée pour diverses raisons depuis plusieurs années, les chercheurs (scientifiques et ingénieurs) du Département de Zoologie de l'I.N.R.A., auxquels s'étaient joints les collègues zoologistes du Département des recherches forestières et du Département d'Hydrobiologie, se sont retrouvés au Village Vacances Famille de la Grande Motte au cours de 2 journées placées sous le signe de la variabilité des populations. 120 participants ont assisté à cette Assemblée Générale.

La conférence inaugurale du Prof. V. Labeyrie de l'Université François Rabelais de Tours a fait ressortir l'importance, pour les études écologiques notamment, de la variabilité génétique d'un individu à l'autre et les conséquences de ce phénomène biologique fondamental permettant l'adaptation des populations aux circonstances les plus diverses sur la coévolution obligatoire de l'insecte et des techniques culturales humaines, de sorte qu'une seule méthode de protection si efficace soit-elle momentanément ne peut suffire.

Quinze communications ont ensuite indiqué les recherches entreprises par les chercheurs du Département dans ce domaine, selon des méthodologies analogues fondées en particulier sur les techniques d'électrophorèse pour la mise en évidence de caractères biochimiques plus précis que les critères morphologiques ou biologiques. Selon les groupes zoologiques, les investigations sont plus ou moins avancées : pour la plupart des insectes pris en considération les faits expérimentaux permettent de bien situer les problèmes, dans le cas des Noctuelles, par contre, l'analyse génétique a été abordée, il en est de même pour certains nématodes.

Les résumés ci-après rappellent l'essentiel des informations présentées et discutées au cours des séances de travail.

A l'occasion de cette Assemblée Générale, un colloque plus restreint a réuni le 9 octobre une dizaine de spécialistes de l'Université et de l'I.N.R.A. pour faire le point des programmes engagés dans les laboratoires concernés sur l'étude du polymorphisme génétique chez les invertébrés. Un compte rendu succinct de ce colloque complète le bilan de ces réunions qui ont confirmé l'importance du thème choisi, pour la plupart des secteurs de nos recherches, tant sur le plan fondamental que pour les applications.

B. HURPIN.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 564-567.

Importance écologique de la variabilité chez les insectes

V. LABEYRIE

Institut de Biocénotique Expérimentale des Agrosystèmes,
Université François Rabelais,
Avenue Monge, Parc Grandmont, 37200 Tours

Pour tout écologiste il est évident que les conditions à la surface de la terre sont hétérogènes. Par ailleurs notre planète est un système périodique présentant, suivant la latitude, une répétitivité des jours et des saisons. Mais, parmi les facteurs périodiques primaires imposés par le système de rotation de la terre, la longueur du jour présente une périodicité fixe, les autres facteurs climatiques présentent des variations aléatoires autour d'une valeur temporelle caractéristique pour chaque latitude.

Si un facteur présente des changements aléatoires, aucun ajustement rigoureux ne devient possible.

Tout individu doit donc posséder une aptitude homéostatique, c'est-à-dire la possibilité d'ajuster ses fonctions physiologiques aux changements des conditions écologiques. Chaque individu doit donc présenter un minimum de plasticité. Il n'y a donc pas, il ne peut donc pas y avoir d'individu sans plasticité.

Bradshaw souligne que les animaux présentent une particularité remarquable qui leur donne un avantage par rapport aux végétaux grâce à leur mobilité et à leur réaction comportementale. Slobotkin remarque ainsi que chaque animal possède 2 lignes de défense successives ; la première consiste en une réaction comportementale avec éventuellement déplacement ; la seconde est une réaction d'ajustement physiologique.

Si ces 2 lignes de défense sont insuffisantes, l'animal subit des dommages qui peuvent être mortels.

A un moment donné de sa vie, chaque individu possède une limite à sa placticité, définie par les limites de son comportement et de ses possibilités de régulation. Ses possibilités de réagir efficacement aux modifications ambiantes sont liées à la fois à son patrimoine génétique et aux conditions subies pendant son ontogenèse. La plasticité a donc des limites, qui sont génétiquement définies pour chaque individu.

Plus un environnement est instable, plus il présente de variations aléatoires, et plus les probabilités pour que ces variations sortent des limites de la plasticité pour un individu déterminé, sont grandes.

La probabilité pour un individu déterminé de posséder une plasticité suffisante lui permettant de supporter toutes les perturbations aléatoires d'un habitat, est ainsi nulle.

Dans ces conditions l'individu idéal le mieux adapté à un habitat déterminé n'existe pas. Dans la mesure où certaines conditions écologiques présentent des perturbations aléatoires, il ne peut pas y avoir d'individu idéal présentant un biotype remarquable qui pourrait être obtenu par la sélection. Se fixer un tel objectif est rechercher la pierre philosophale.

Mais si cet individu idéal, c'est-à-dire possédant une plasticité supérieure à la marge de variabilité aléatoire de l'habitat, n'existe pas, comment se fait-il qu'il y ait des êtres vivants ?

S'il en est ainsi, c'est que, dans toute population, les individus sont différents, c'est-à-dire que les limites de leur plasticité diffèrent et qu'ainsi la plasticité totale de la population est supérieure à la plasticité de chaque individu.

Pour que chaque individu ait une plasticité différente, il faut qu'il soit génétiquement différent. Il en résulte que plus les individus d'une population diffèrent génétiquement, plus la population est diversifiée, plus sa plasticité globale est importante et plus sa probabilité de survie est élevée.

Réciproquement, plus un environnement est instable, plus la population qui vit dans cet écosystème doit être diversifiée.

Ainsi, au niveau des populations, la survie est assurée par la variabilité. Toute homogénéisation réalisée, pour d'autres raisons, par l'homme, va donc à l'encontre d'une nécessité écologique et compromet la survie des populations.

Par ailleurs, plus une population est restreinte, plus son pool génique devient limité, moins les possibilités de variabilité sont grandes, moins la résistance aux facteurs de l'environnement de cette population est assurée.

La reproduction sexuée, par ses immenses possibilités de combinaisons et de recombinaisons, permet cette extrême variabilité. Ainsi les probabilités pour que 2 individus issus de zygotes différents soient identiques, sont nulles. C'est parce que la reproduction sexuée permet l'hétérogénéité à l'intérieur des populations qu'elle existe comme un phénomène général aussi bien chez les animaux que chez les végétaux, bien qu'elle implique un gaspillage phénoménal de temps, d'énergie et d'information.

Si toutes ces possibilités de combinaisons existent c'est parce que les gènes existent en 2 exemplaires dans tout individu à la phase diploïde, et que ces gènes peuvent présenter plusieurs formes alléliques.

Les mutations provoquent l'apparition de nouvelles formes alléliques.

Ainsi les mutations sont la source de la variabilité.

La reproduction sexuée permet de l'exprimer et la perte d'information est due à la sélection.

Le fractionnement des populations peut contribuer à une perte d'informations génétiques entraînant une diminution de la variabilité et une dérive génétique qui peut être fatale.

Un certain nombre de mécanismes contribue à limiter le fractionnement des populations par isolement reproductif ; ce qui est l'origine de l'appauvrissement par fractionnement du flux d'informations génétiques.

Un certain nombre de phénomènes provoque ainsi une résistance à la cladogenèse ; ce sont par exemple l'avantage présenté par les hétérozygotes (l'hétérozygote présente une valeur adaptative supérieure à celle des homozygotes correspondants), le polymorphisme balancé (la valeur adaptative totale de l'hétérozygote soumis à

plusieurs pressions de sélection est supérieure à celle des homozygotes), ou les modifications de pression de sélection en fonction des fréquences alléliques (pression de sélection variable de Cl. Petit).

Comme la terre est hétérogène, en chaque lieu les pressions de sélection sont différentes et ainsi toute population d'une même espèce diffère d'une autre population allopatrique par la composition de son pool génique, c'est-à-dire par la fréquence relative des différents allèles de ses gènes.

Puisqu'il n'y a pas à l'intérieur d'une même population des individus génétiquement identiques, puisqu'il n'y a pas de populations identiques, il ne peut pas y avoir d'individus représentatifs d'une espèce déterminée, ni même d'écotype ou de biotype, représentant une population allopatrique ou sympatrique. Dans ces conditions il est impossible de caractériser une population par la valeur moyenne d'un paramètre quel qu'il soit, et comme il n'y a aucune raison à priori de considérer que la distribution de chaque caractère est normale, la caractérisation par la moyenne et l'écart type est insuffisante. Il est indispensable dans toute étude écologique d'examiner la distribution d'un caractère, qu'il soit morphologique, physiologique ou comportemental, par un histogramme de distribution des fréquences de ce caractère.

Lorsque Hardy et Weinberg ont établi leur loi sur le maintien des fréquences alléliques dans une population, ils ont souligné que ceci impliquait des conditions très restrictives quant aux mutations et aux migrations et l'absence de pression de sélection. Ceci signifie donc que pour un locus avec 2 allèles, $s1 = s2 = s3$ (ou que $W1 = W2 = W3$) et que $p + q = 1$.

Mais comme toute population est soumise en permanence à des pressions de sélection, par le caractère aléatoire d'un grand nombre de ces pressions, les différentes générations sont différentes.

Un certain nombre de ces pressions de sélection s'exerce par suite de l'organisation périodique d'un grand nombre de phénomènes écologiques dans une direction déterminée. Pour qu'une pression de sélection soit orientée, Watt a souligné qu'il n'est pas nécessaire que le facteur de sélection soit constant mais qu'il suffisait qu'il soit reproductible avec une périodicité donnée. Nous retrouvons-là un phénomène général bien connu de tous ceux qui étudient le comportement puisqu'il en est de même pour l'apprentissage.

Dans ces conditions chaque population a évolué en fonction des périodicités qui correspondent à son habitat.

La présence de chaînes trophiques implique que les insectes tirent, s'ils sont phytophages, leur énergie de producteurs et, s'ils sont carnivores, de différents types de consommateurs primaires. Les conditions de leur évolution ne sont donc pas simplement imposées par les périodicités des facteurs abiotiques mais aussi par celles du niveau trophique dont ils dépendent.

Par sa simple activité toute population de consommateurs exerce une pression de sélection sur la population consommée. Sont ainsi favorisés les individus qui, par un aspect ou par un autre, peuvent le mieux résister aux consommateurs. La disparition, par sélection, des individus sensibles dans la population consommée, rend cette population plus résistante aux consommateurs ; c'est-à-dire que dans la population de consommateurs sont éliminés ceux qui ne sont pas capables de passer outre aux mécanismes de résistance de la population consommée. C'est ainsi que l'évolution des populations n'est jamais un phénomène biologiquement isolé mais qu'il y a coévolu-

tion entre les différents éléments d'une chaîne trophique. Ceci se traduit par une véritable escalade coévolutive entraînant dans de nombreux cas, une limitation du nombre d'espèces consommatrices. Certaines espèces consommatrices peuvent être à la suite de cette coévolution de véritables droguées et avoir besoin des substances protectrices élaborées par la plante contre les autres espèces pour assurer leur propre développement.

Orians examinant les différentes possibilités de protection chez les végétaux, considère qu'il y a 3 grands types de défense. Le 1er consiste à faire « la part du feu », c'est-à-dire que la coévolution a entraîné chez le végétal une production surnuméraire de certains organes ce qui limite les conséquences de l'action des consommateurs. Cette aptitude est utilisée en horticulture et en arboriculture, où l'homme supprime certains boutons pour permettre une meilleure floraison ou une meilleure fructification.

Le 2o type consiste dans l'apparition d'une aptitude à « récupérer », c'est-à-dire à former des organes de remplacement pour compenser les pertes dues aux consommateurs. L'homme utilise cette propriété en pratiquant des coupes successives dans les prairies.

Le 3e type de défense consiste en l'apparition de barrières mécaniques ou chimiques rendant l'attaque plus difficile. Janzen signale que ce type de défense est particulièrement important pour les graines qui n'ont pas de pouvoir de récupération.

Lorsque l'homme introduit, par ses techniques culturales de protection, des phénomènes répétitifs. il provoque obligatoirement une sélection orientée des insectes et il y a ainsi coévolution entre l'homme et l'insecte. Ceci est valable quelle que soit la méthode de protection envisagée. *Il n'y a donc pas, et il ne peut pas y avoir de méthode de protection idéale*, présentant un aspect répétitif déterminé. Seules des rotations de culture, sur une base qui n'est pas rigoureusement reproductive dans le temps, peuvent éviter cette sélection orientée. Il est donc clair que pour parvenir à la meilleure protection possible, l'homme doit utiliser une gamme large de procédés différents, de façon à les introduire d'une manière aléatoire.

La recherche d'une méthode de protection idéale est vaine contre quelque insecte nuisible que ce soit ; ce qu'il faut c'est utiliser plusieurs méthodes en évitant que chacune présente une répétitivité régulière.

Il est bien évident que notre intervention ne peut pas se faire sans tenir compte de la sensibilité des écosystèmes et que l'on ne peut agir comme la jument de Gargantua qui s'est débarrassée des insectes qui l'importunaient en détruisant la forêt d'Orléans, ce qui a créé la Beauce, comme l'indique Rabelais.

Références

BRADSHAW, A. D., 1967. « Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants », Adv. Genetics, **13,** 115-155.

SLOBODKIN L. B., 1968. « Towards a predictive theory of evolution », *Population, biology and evolution*, R. C. Lewontin ed., 187-205.

WATT K. E. F., 1971. « Dynamics of population : a synthesis », *Dynamic of population*. P. J. den Boer et G. R. Gradwel ed.,Wageningen, 568-580.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 568-569.

Variabilité liée aux phénomènes de reproduction chez les *Meloidogyne*

A. DALMASSO et J. B. BERGE

Station de Recherches sur les Nématodes, INRA.
Centre de Recherches d'Antibes
06602 *Antibes*

On a pris très tôt conscience de la variabilité qui règne dans les populations naturelles de nématodes, car elle interfère avec les méthodes de lutte à caractères écologiques : rotations culturales, variétés résistantes, etc...

Les notions de pathotypes et de races ne sont qu'une constatation de cette diversité, inhérente à tous les êtres vivants et nécessaire à la survie des espèces. Son origine et ses mécanismes se situent au niveau des facteurs qui contrôlent l'instabilité et l'évolution du matériel génétique.

Les *Meloidogyne*, dont l'importance économique est bien connue, n'échappent pas au polymorphisme malgré la prédominance de processus parthénogénétiques.

Chez *M. hapla*, la reproduction se réalise par parthénogenèse méiotique, mais en milieu défavorable l'amphimixie peut également intervenir. Le caryotype varie de n = 14 à 17 chromosomes. La population de Saulcy,qui possède 45 chromosomes, se multiplie par parthénogenèse améiotique. Ce mode de reproduction est aussi celui des populations rattachées au complexe d'espèces : *M. arenaria*, *M. javanica*, *M. incognita*. Là encore le caryotype est plus ou moins variable. Certaines populations du Sud de la France possèdent jusqu'à 56 chromosomes.

Certains gènes sont doublés, voire triplés en fonction du degré de polysomie respectif.

Malgré la parthénogenèse, l'unité d'hérédité est le gène car les mutations demeurent possibles.

La variabilité génétique est analysée par électrophorèse sur zymogrammes et protéinogrammes d'individus pris isolément. Les premiers résultats portent sur 9 loci : 5 protéines, 2 estérases (b et β), 1 malate deshydrogénase, 1 pyrogallol oxydase.

Chez *M. hapla*, les 2 estérases se présentent chacune avec 1 ou 2 allèles selon les populations, l'homozygotie est la situation la plus courante, mais l'hétérozygotie est possible par amphimixie obligatoire (Berge et Dalmasso, 1976).

Chez le groupe *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*, malgré la parthénogenèse obligatoire, on est confronté à une hétérozygotie permanente facilitée par la polysomie et la polyploïdie. Le pluriallélisme se traduit sur chaque individu par une ou plusieurs bandes et par des intensités variées au niveau de chacune de ces bandes, selon les populations ou les espèces.

La polyploïdie se reflète de la même manière sur les zymogrammes réalisés pour la malate déshydrogénase. Par contre, la pyrogallol oxydase, qui doit correspondre à une catalase, paraît relativement stable quelle que soit l'espèce ou la population considérée.

Pour diverses raisons, un locus n'est souvent monomorphe qu'en apparence. Ainsi une bande protéique intensément colorée (pt. b), qui migre peu en système à 7 p. 100 de polyacrylamide, se dédouble en système à 4 p. 100 chez certaines populations de *M. incognita* et de *M. hapla*.

Ces spectres de protéines ou d'enzymes permettent désormais une identification impartiale et beaucoup plus précise des formes de *Meloidogyne* rencontrées dans la nature : ce qui n'était pas le cas jusqu'à présent.

On remarque aussi que la parthénogenèse obligatoire n'a pas arrêté l'évolution, car on perçoit des différences alléliques sensibles au niveau de certains loci entre populations d'une même espèce. Il existe dans les conditions naturelles plus de différences entre les populations qu'au sein de celles-ci, bien que des mélanges soient toujours possibles.

M. hapla, qui dispose de 3 possibilités pour se reproduire, est en situation avantageuse et cela est en accord avec l'énorme variabilité que nous avons signalée précédemment dans les inter-relations entre ce nématode et ses multiples hôtes.

References

BERGE J. B., DALMASSO A., 1976. Variations génétiques associées à un double mode de reproduction parthénogénétique et amphimictique chez le nématode *Meloidogyne hapla*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 282, série D, 2087-2090.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 570-571.

Variabilité intraspécifique chez *Ditylenchus dipsaci* (Kuhn) Fil.

G. CAUBEL

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, ENSA-INRA
65, rue de Saint-Brieuc 35042 Rennes Cedex

Ditylenchus dipsaci est probablement l'espèce présentant la plus grande variabilité parmi les nématodes phytoparasites. L'existence de « races » différenciées par leur agressivité vis-à-vis des végétaux est connue depuis 1 siècle ; leur inventaire montre une certaine constance dans leurs caractéristiques, aussi les auteurs s'accordent-ils à reconnaître l'existence d'une vingtaine de races. Pour les définir, on peut étudier leur multiplication sur différents végétaux.

D'autres méthodes de discrimination, morphométrie, sérologie et biochimie, sont étudiées, mais certains critères mériteraient aussi de l'être : vitesse de développement, comportement, survie...

La répartition géographique des populations de *D. dipsaci* en France a été établie à la faveur d'enquêtes écologiques portant particulièrement sur l'avoine, le maïs, les bulbes légumes et fleur, les fourrages. Ce nématode est omniprésent, du fait de sa bonne adaptation aux conditions adverses ainsi que de sa dissémination aisée.

Les races de *D. dipsaci* se différencient donc par le caractère pathogène, d'autres critères de discrimination plus commodes sont à l'étude.

Pour préciser les résultats obtenus et accroître l'efficacité des méthodes d'intervention, l'étude génétique de *D. dipsaci* a été envisagée. Elle vise à connaître les caryotypes, l'hétérogénéité des populations agronomiques, les possibilités d'hybridation, l'hérédité du caractère pathogène...

Sturhan puis Brun, Caubel (non publié) déterminent 2 n = 24 chromosomes et ne constatent de différences ni dans le nombre, ni dans la configuration des chromosomes, hormis pour la race géante qui serait tétraploïde.

Une technique de croisements individuels a été mise au point en précisant les facteurs permettant d'obtenir une F_1 abondante (âge de la femelle, ...). L'hybridation entre races confirme l'unité génétique de l'espèce. L'ensemble des croisements effectués, selon une centaine de combinaisons, montre l'existence d'incompatibilités de nature inconnue se manifestant parfois dans un seul sens du croisement.

L'obtention d'hybrides F_1 est signalée par plusieurs auteurs, mais seul Sturhan donne quelques résultats concernant l'hérédité du caractère agressivité, vis-à-vis de la fève, de la luzerne et du trèfle. Dans ce domaine, on peut déterminer le degré de compatibilité entre populations, le comportement des hybrides, le caractère dominant ou récessif, mono ou polygénique de la pathogénie.

Des études similaires doivent être poursuivies sur des caractères autres que l'agressivité. En effet, le pool génique des populations est sous l'influence humaine : intensification agricole, variétés résistantes.

Ces données sont importantes à prendre en compte lors de la création de cultivars résistants, car notre ignorance de la génétique des nématodes phytoparasites est flagrante en regard de la connaissance de la génétique des végétaux cultivés. Toutefois, la pression de sélection exercée en France par la culture de variétés résistantes à *D. dipsaci* reste faible ; aussi, jusqu'à maintenant, n'a-t-on pas constaté l'apparition de souches agressives sur de tels cultivars.

L'étude détaillée de la variabilité des populations chez les nématodes, à peine ébauchée actuellement, doit conduire à mieux saisir les relations nématode-plante et à mener au mieux les programmes de sélection de cultivars s'opposant au développement des espèces phytoparasites.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 572.

La complexité de la notion d'espèce du genre *Aphelenchoides*

M. M. B'CHIR

Station de Recherches sur les Nématodes, INRA,
Centre de Recherches d'Antibes 06602 Antibes

Les critères d'espèces du genre *Aphelenchoides* n'ont jamais été clairement définis. Ils sont essentiellement d'ordres morphologiques, biométriques et biologiques.

Dans une espèce les caractères biométriques et morphologiques sont très variables d'une population à l'autre. Le chevauchement de ces caractères et leur variation en fonction de l'hôte rendent la détermination des espèces de genre *Aphelenchoides* difficile.

La biologie de la plupart des espèces récemment décrites n'est pas connue, certains ont essayé d'introduire la caryologie pour parfaire la description des espèces d'*Aphelenchoides*. C'est ainsi que Cayrol et Dalmasso (1975) ont étudié les caryotypes de 3 espèces : *A. fragariae*, comporte n = 2 chromosomes cruciformes et *A. besseyi* et *ritzemabosi* représentent respectivement n = 3 et n = 4 chromosomes punctiformes. Ils ont démontré l'existence d'affinités interspécifiques entre ces entités et d'hybridations possibles entre les 3 espèces dont les descendances présentent des caractères intermédiaires de ceux des parents. Les observations caryologiques ont confirmé le phénomène.

Dans un élevage d'*A. besseyi* sur *Fusarium oxysporum*, nous avons trouvé une nouvelle forme d'*Aphelenchoides* présentant plusieurs similitudes morphologiques avec *A. besseyi*, avec notamment un caryotype semblable ; mais alors que *A. besseyi* est amphimictique obligatoire, la nouvelle forme est parthénogénétique thélytoque. De plus celle-ci est incapable de se développer dans les tissus de végétaux supérieurs, comme le fait *A. besseyi*.

L'hypothèse d'une contamination fortuite ne peut pas encore être éliminée et on est reparti pour s'en assurer de lignées issues de couples vérifiés. On connaît, par ailleurs, l'activité mutagène de certaines substances émises par des champignons, telle la mitomycine.

En plaçant des lots d'individus d'*A. besseyi* issus d'une lignée pure à des dilutions de cette substance variant de 1 à 50 µg/l, nous avons effectivement obtenu des mutants morphologiques présentant des variations de la forme de l'extrémité de la queue. Ces mutants ne ressemblaient pas du tout, par ailleurs, à la forme parthénogénétique précédente.

Les travaux en cours tentent de déterminer les relations phylogénétiques et biologiques entre ce nouveau type d'*Aphelenchoides*, *A. besseyi* et les autres espèces connues.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 573-574.

La variabilité des populations lombriciennes : un outil pour l'agronome

Marcel B. BOUCHE

Station de Recherches sur la Faune du Sol, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Dijon
21234 *Dijon Cedex-Ville*

En raison de la très faible mobilité de la plupart des lombriciens et de l'absence de spores dispersées, le brassage génétique de ces animaux n'intervient qu'entre individus séparés de quelques mètres. Des études morphologiques, physiologiques, paléogéographiques prouvent que nous sommes en présence d'une palette très riche de populations locales dont la distinction est limitée par nos méthodes d'étude. Si en général cette variabilité des populations nous échappe nous avons pu montrer, en certaines circonstances, que des « anomalies » avaient un support génétique (polymorphisme génétique intra-populations) et, en d'autres cas, des variations clinales de populations, sous-espèces ou espèces entre elles (polymorphisme inter-populations).

La très faible mobilité et l'intercompétition des populations expliquent que pratiquement chaque peuplement se spécialise pour un type de fonction et dans un milieu précis : devenu dépendant de ce milieu, il ne peut s'adapter aux terroirs géographiquement adjacents qui sont eux-mêmes occupés par des peuplements spécialisés compétiteurs. La sélection adaptative prend le pas sur le brassage homogénéiseur dans des populations bloquées par des barrières écologiques où la compétition renforce les limites proprement physiques. La levée d'une telle compétition de bordure ouvre la possibilité de migrations de proche en proche qui ont pu être reconstituées sur des millions d'années en relation avec des phénomènes géologiques anciens. Il y a recolonisation contagieuse, puis adaptation locale des populations colonisatrices.

Deux événements ont décimé ou déséquilibré les faunes lombriciennes : les glaciations du quaternaire et l'agronomie (déforestation, labour, pesticides, etc.). Seules quelques espèces bien placées et relativement bonnes migratrices ont réoccupé le milieu et le nord de l'Europe. Mais cette recolonisation est incomplète en raison du caractère limité des aptitudes de ces quelques espèces. D'autres souches conviendraient mieux aux habitats qui restent « disponibles », mais ces souches sont bloquées à des dizaines et centaines de kilomètres de ces habitats par des barrières écologiques.

L'absence de lombriciens anéciques et endogés efficaces dans un milieu agricole ou non a des conséquences écologiques et économiques considérables. Le manque d'une biomasse de 1 à 3 t/ha assurant de 100 à 1 000 t de microbrassage de sol et la constitution d'un réseau de galeries de plusieurs milliers de km de long par ha a des

conséquences importantes sur l'activité microbienne, la stabilité structurale, la porosité, le type d'humus, la vitesse des cycles biogéochimiques, le lessivage, la fixation d'azote, etc.

Dès lors, beaucoup de sols à accumulation organique, à litière acidifiante, à niveau asphyxiant, à stabilité fragile, à mauvais enracinement, à lessivage élevé, peuvent tenir ces défauts d'une carence des lombriciens locaux face à la nature du sol et au type de culture.

Les connaissances récentes des mécanismes ci-dessus décrits nous permettent de concevoir, à partir de notre riche palette de populations locales de choisir des souches, sans sélection (autre que ce choix) c'est-à-dire en conservant leur polymorphisme, pour les introduire là où elles font défaut et, jouant sur la dérive génétique spontanée, tenter leur adaptation par introduction dans les sols où leur activité est souhaitée. La biostimulation des sols qui résulte de l'activité des lombriciens deviendrait alors possible dans des milieux extrêmement variés. Elle constitue un outil particulièrement précieux là où l'agronome ne peut agir sur les sols c'est-à-dire en forêts, prairies et à moindre degré en vergers, vignes, etc. De telles introductions favorables ont été réussies de façon involontaire aux U. S. A. ou en Nouvelle Zélande ; nous possédons aujourd'hui les bases scientifiques pour les assurer en tant que technique agronomique normale pour une amélioration foncière. L'introduction des lombriciens devrait rejoindre l'arsenal des agrotechniques susceptibles, en stimulant biologiquement le fonctionnement des agrosystèmes, d'améliorer quantitativement et qualitativement nos productions.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 575-576.

Variabilité des populations de l'abeille domestique (*Apis mellifica* L.)

J. LOUVEAUX

Station de Recherche sur l'abeille et les insectes sociaux, I.N.R.A., La Guyonnerie 91440 *Bures sur Yvette*

Le genre *Apis* ne comporte, selon la classification la plus récente, que 4 espèces dont 3 sont asiatiques (*A. dorsata*, *A. florea*, *A. cerana*). *Apis mellifica*, ou abeille occidentale, a une aire géographique très étendue puisqu'elle va presque jusqu'au cercle polaire vers le nord et au Cap de Bonne Espérance vers le sud. Vers l'est elle entre en contact avec *A. cerana* en Afghanistan d'une part et en Sibérie extrême-orientale d'autre part. Elle a conquis les Amériques, l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Ce n'est que récemment qu'elle a été introduite en Sibérie et en Finlande. En Asie, elle a tendance à supplanter *A. cerana*, notamment au Japon.

L'occupation d'un espace aussi vaste ne va pas sans une diversification importante. Les spécialistes reconnaissent au sein de l'espèce l'existence de nombreuses races géographiques qui sont des sous-espèces ou des variétés, toutes interfécondes.

Les races géographiques d'*A. mellifica* diffèrent les unes des autres par des caractères morphologiques, physiologiques, biochimiques, écologiques et éthologiques. Les différences sont assez importantes pour qu'on soit obligé d'en tenir compte dans les études biologiques mais assez faibles pour que les techniques d'élevage soient sensiblement les mêmes sur l'ensemble du monde.

Variabilité morphologique

La variabilité morphologique d'*A. mellifica* est la plus évidente et la plus facile à étudier objectivement. On distingue essentiellement des caractères absolus de taille, des rapports entre la taille de différentes parties du corps, des angles dans la nervation alaire ainsi que des caractères de coloration et de pilosité.

Depuis quelques années, l'introduction en biométrie de l'abeille des méthodes statistiques programmées sur ordinateur a permis de réaliser des progrès importants. En utilisant un nombre restreint de caractères il est désormais possible d'effectuer de façon satisfaisante la discrimination et la classification automatiques des races d'abeilles et de leurs hybrides. Autre possibilité : la recherche des plus proches voisins dans l'espace canonique permet de classer automatiquement des colonies inconnues par rapport à une grille de référence constituée de populations d'origines connues avec un taux d'erreur inférieur à 10 p. 100. Les mêmes méthodes appliquées à diverses populations de l'abeille noire française permettent de réaliser une discrimination qui reflète assez bien la distinction fondée sur les observations écologiques (J. M. Cornuet, J. Fresnaye et L. Tassencourt, *Apidologie*, 1975, *6* (2), 145-187).

Variabilité physiologique et biochimique

D'une race géographique à l'autre il existe des différences importantes dans la longévité des ouvrières, les facultés de régulation thermique, la résistance aux maladies, le métabolisme, etc...

On s'efforce actuellement de trouver au niveau des protéines de l'hémolymphe et au niveau des enzymes des caractères biochimiques pouvant servir à la caractérisation des populations. Les recherches de M. Bounias (I.N.R.A. Montfavet) ont mis en évidence des caractéristiques raciales chez les phosphatases de l'intestin ; ces différences sont complémentaires de celles que l'on connaissait déjà dans les protéines de l'hémolymphe. Une bonne distinction entre *mellifica* et *ligustica* avec les phosphatases de l'intestin et entre *mellifica* et *ligustica* d'une part et *caucasica* d'autre part avec les protéines de l'hémolymphe a été obtenue par M. Bounias (*Apidologie*, 1975, *6* (3), 207-218 et 219-232.

Variabilité éco-éthologique

Les recherches de K. von Frisch et de ses élèves ont montré que les danses des abeilles n'ont pas une signification uniforme sur l'ensemble de l'espèce. On a pu dire que le langage des abeilles comporte différents dialectes.

On trouve encore des différences raciales dans le mode de construction du nid, la propolisation, la forme et la régularité des rayons. Au moment de l'essaimage les différences de comportement peuvent être importantes.

Les différences dans le comportement du butinage correspondent à des différences d'adaptation à la flore locale. Le choix exercé par l'abeille au sein de la flore dépend de facteurs génétiques caractéristiques de la population à laquelle appartient la colonie. Le cycle biologique annuel des colonies est adapté aux conditions locales du milieu. Cette adaptation peut être mise en évidence par des expériences de permutation de colonies d'abeilles sur des distances de l'ordre de quelques centaines de km (Louveaux *et al.* Diverses publications depuis 1958).

La plasticité du comportement et la faculté d'adaptation à des conditions de milieu très diverses ont permis à l'abeille d'occuper un territoire immense. Elles trouvent leur origine dans une variabilité génétique importante qui permet à la sélection naturelle de s'exercer.

On notera avec intérêt que tout ce que l'on sait sur le comportement sexuel des abeilles peut être considéré comme ayant pour effet d'entretenir une variabilité génétique élevée au sein des populations.

Références

BOUNIAS M., 1976. Les Protéines de l'hémolymphe chez l'abeille. III. Comparaison du spectre protéique des ouvrières de différentes races. *Apidologie*, 7, 249-262.

CORNUET J. M., FRESNAYE J., TASSENCOURT L., 1975. Discrimination et classification de populations d'abeilles à partir de caractères biométriques. *Apidologie*, 6, 145-187.

LOUVEAUX J., 1969. Le Cycle biologique annuel de la colonie d'abeilles. In : Congr. Union internat. pour l'Etude des Insectes soc. 6. 1969. Berne, C. R. 207-211.

LOUVEAUX J., 1966. Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica* L.) au milieu naturel. *Ann. Abeille*, 9, 323-350.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 577.

Variabilité intraspécifique chez *Metaphycus lounsburyi Howard* (*Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae*)

A. PANIS

Station de Lutte Biologique et de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches d'Antibes
06602 *Antibes*

L'acclimatation de *Metaphycus lounsburyi* Howard en Provence est en cours d'essai pour lutter contre la Cochenille noire de l'Olivier et des Agrumes, *Saissetia oleae* (Olivier). Ce Chalcidien a une grande répartition géographique : Australie (une souche a été acclimatée en Californie), Afrique tropicale et subtropicale, Bassin Méditerranéen. L'étude morphologique classique ne révèle qu'une seule espèce, dans l'état actuel de la taxonomie du genre *Metaphycus*. L'éthologie de 3 populations (Californie, Italie, Espagne) est observée en laboratoire. Elles ont le même comportement de recherche de l'hôte, la femelle adulte de *S. oleae* étant le stade réceptif. Mais l'âge préféré par la femelle du Chalcidien diffère ; le maximum de réceptivité se situe au 1er âge imaginal (cochenille brun-jaunâtre) pour la population espagnole, au 2e (cochenille brun-grisâtre à gris) pour l'italienne et au 3e (cochenille noir brillant) pour la californienne. La posture de ponte est identique pour la population espagnole et pour l'italienne et totalement différente chez la californienne. Le clivage éthologique réapparaît dans le comportement sexuel. Les tests de croisement italienne x espagnole montrent un accouplement complet alors que le rapprochement des sexes s'arrête en fin de séquence de cour dans les tests de croisement californienne x italienne. Dans les croisements homogamiques, les durées moyennes de la copulation (comparaison par le test t) diffèrent significativement entre la population espagnole et l'italienne, mais pas entre la californienne et l'italienne. Les tests ont duré 1 heure et la mesure de l'isolement génétique devrait être complétée par des essais de croisement plus longs, suivis de vérifications de l'insémination et du sex ratio de la descendance. Cependant, l'ensemble des observations effectuées montre une barrière éthologique importante entre les 2 populations méditerranéennes d'une part, et la californienne d'autre part. Si le complément, en cours, de mesure de l'isolement génétique démontre l'absence de risque d'hybridation, les décalages de niche écologique (au niveau de la prise de possession de l'hôte par la femelle de *M. lounsburyi*) permettraient d'essayer l'acclimatation en Provence de la souche californienne et d'une souche méditerranéenne.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 578.

Problèmes de génétique écologique chez les Trichogrammes

J. VOEGELE et P. JOURDHEUIL

Station de Lutte Biologique et de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches d'Antibes
06602 *Antibes*

Les Trichogrammes, parasites d'œufs de Lépidoptères, faciles à reproduire économiquement et massivement à partir des papillons des denrées et utilisés pour cette raison sous forme de lâchers inondatifs, présentent une variabilité génotypique et phénotypique considérable qui rend difficile le recensement méthodique et la caractérisation des populations de ces entomophages, en particulier, après « domestication » au laboratoire.

Les critères morphologiques, tels l'arista des ailes et des antennes, la forme du phragma, la couleur, les genitalia vus au microscope optique ne suffisent pas à différencier avec précision les espèces. L'ultrastructure plus spécialement de l'antenne et des genitalia est par contre une voie nouvelle intéressante, d'après les 1er résultats obtenus.

Les critères écologiques montrent que les Trichogrammes dépendent des facteurs abiotiques : température, humidité et lumière essentiellement. Les seuils biotiques à ces facteurs commandent la distribution géographique et la survie des espèces et races ; la recherche de l'optimum des conditions de milieu détermine l'exploitation des microclimats locaux. La température semble jouer à cet égard un rôle capital.

Les critères spécifiques sont à considérer à divers niveaux : olfactif (plante, kairomones, piste de marquage du parasite) mécanique (taille de l'œuf, épaisseur du chorion), gustatif et qualitatif (choix, structure biochimique et prise alimentaire), attractivité et compétence n'allant, par ailleurs, pas toujours de pair.

Les critères sexuels soulignent la richesse des nuances avec lesquelles les individus se croisent au sein d'une population ou d'une population à une autre. Les croisements peuvent être empêchés par la taille, ou, entre populations, ne se réaliser que dans un sens, provoquer la mort des femelles, nécessiter une surabondance de mâles ou réunir des espèces géographiques comme celles du groupe *praetiosum*.

Les critères biochimiques génétiques, exprimés par les enzymes mis en évidence par électrophorèse précédée du test pizyme, ont révélé chez les Trichogrammes des enzymes spécifiques.

C'est à partir de l'ensemble des données quantifiées au niveau de ces divers critères qu'il sera possible par une analyse multivariable de rendre compte de la variabilité intraspécifique du genre *Trichogramme*.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 579-580.

Spécificité et adaptation chez les Hyphomycètes entomopathogènes

J. FARGUES

Station de Lutte Biologique,
Domaine de la Minière
78000 Versailles

Les Hyphomycètes présentent de larges potentialités adaptatives du fait de leur variabilité génétique (mutations et cycles parasexuels) et de leur homéostasie physiologique (enzymes inductibles). Ces germes sont soumis à des pressions de sélection dont la diversité est maintenue par la discontinuité spatiotemporelle des microhabitats et par la dualité entre leur phase parasitaire (infection de l'hôte vivant) et leur phase non parasitaire (colonisation du cadavre de l'hôte suivi d'une dormance ou d'un saprophytisme).

Les inventaires d'espèces d'insectes sensibles aux Hyphomycètes attribuent à la plupart des espèces cryptogamiques telles que *Beauveria bassiana* ou *Metarrhizium anisopliae* des gammes d'hôtes très étendues. Toutefois, les essais d'infections expérimentales montrent une spécificité relative étroite des différentes souches d'une même espèce. Les contaminations croisées sur certains insectes tels que les Scarabéides conduisent même à définir des formes spécialisées chez *M. anisopliae*. Mais l'absence de sélectivité dans la résistance d'autres insectes rend nécessaire la recherche de critères complémentaires (sérologie et biochimie) pour la caractérisation de ces pathotypes (Fargues *et al.*, 1975 ; Fargues, 1976).

L'état de développement des recherches sur les différents mécanismes adaptatifs est très hétérogène. Les potentialités enzymatiques des souches sont souvent étudiées *in vitro* sur des substrats analogues aux composants cuticulaires, mais les exemples montrant une relation entre le pouvoir pathogène des isolats et certaines de leurs activités métaboliques sont encore rares. (Paris et Segretain, 1975). Le rôle antihémocytaire des toxines fongiques a été démontré *in vitro* et a été reconnu dans la réaction du germe à la défense cellulaire de son hôte spécifique (Fargues *et al.*, 1976). Des travaux préliminaires soulignent l'importance des propriétés toxémiques et antibiotiques du champignon dans les phénomènes de compétition avec la microflore intestinale de l'insecte et donc dans son adaptation au cours de la colonisation du cadavre de l'hôte.

La génétique des relations hôte-pathogène n'est pas encore abordée puisque celle des Hyphomycètes entomopathogènes en est à ses débuts. Cependant, le concept, établi par les épidémiologistes, de résistance verticale ou horizontale d'un hôte vis-à-

vis des souches de tel ou tel pathogène s'avère transposable dans l'analyse des relations insecte-champignon.

L'adaptation du couple hôte-pathogène au milieu revêt une multitude d'aspects liés à la plasticité des 2 populations. Le maintien et l'extension de la maladie dépendent avant tout des possibilités de coïncidence comme pour le parasitisme ou le prédatisme.

Ainsi on peut citer le rôle de la température qui, en réduisant la durée de l'intermue de l'insecte, peut contribuer à l'élimination de l'inoculum infectieux avant sa pénétration dans l'hôte et modifier le type de résistance de ce dernier. Le milieu doit aussi être considéré au niveau du microenvironnement des populations microbiennes. L'étude des microhabitats permet de suivre les conditions d'évolution du germe au cours de sa phase non parasitaire et de définir les modalités de son maintien ou de sa biodégradation.

En fait, par la diversité des domaines qu'elles abordent, les recherches sur l'adaptation et la spécificité des Hyphomycètes pathogènes d'Insectes impliquent une approche pluridisciplinaire. Le développement des recherches physiopathologiques et écopathologiques doit permettre un progrès des connaissances sur les interactions hôte-pathogène ; cette orientation est le complément indispensable aux travaux de sélection de pathotypes cryptogamiques utilisables en lutte biologique.

Références

FARGUES J., 1976. Spécificité des champignons pathogènes imparfaits (Hyphomycètes) pour les larves de Coléoptères (*Scarabaeidae* et *Chrysomelidae*). *Entomophaga*, 21, 313-323.

FARGUES J., DURIEZ T., ANDRIEU S., POPEYE R., ROBERT P. H., 1975. Etude immunologique comparée de souches de *Metarrhizium anisopliae* (Delacr.) Siem., champignon Hyphomycète entomopathogène *C. R. Acad. Sci.*, 281, 1871-1783.

FARGUES J., ROBERT P. H., VEY A., 1976. Rôle du tégument et de la défense cellulaire des Coléoptères hôtes dans la spécificité des souches entomopathogènes de *Metarrhizium anisopliae* (*Fungi Imperfecti*). *C. R. Acad. Sci.*, 282, 2223-2226.

PARIS S., SEGRETAIN G., 1975. Caractères physiologiques de *Beauveria tenella* en rapport avec la virulence de souches de ce champignon pour la larve du Hanneton commun, *Melolontha melolontha*. *Entomophaga*, 20, 135-138.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 581-583.

Etudes de génétique écologique chez les *Noctuidae* sur des caractères morphologiques et écophysiologiques

S. POITOUT

Station de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches d'Avignon
84140 *Montfavet*

Les études de polymorphisme pigmentaire effectuées sur *Noctua pronuba* L. et *Peridroma saucia* Hb., ainsi que celles concernant la diapause estivale chez *Mamestra brassicae* L. et *Mamestra oleracea* L., s'intègrent dans l'ensemble des recherches que nous avons envisagées sur les cycles évolutifs des Lépidoptères *Noctuidae*.

Elles permettent de mieux connaître l'éthologie des espèces et de préciser, lorsque les espèces sont sédentaires, les modifications de structure génétique qui les adaptent localement à leur environnement.

Ainsi, les déplacements saisonniers des adultes d'espèces migratrices entrainent un tel brassage des populations que la formation de structures génétiques adaptées aux différents types de milieux auxquels sont confrontées les espèces est peu probable. Une hétérogénéité en fonction de l'origine géographique des populations, ne doit pas être observée au sein du « pool » génique d'une espèce si celle-ci est sujette à des mouvements migratoires intenses (beaucoup d'insectes concernés et mouvements de grande amplitude). Un raisonnement contraire doit être suivi lorsqu'il s'agit d'espèces sédentaires. Chez celles-ci il convient alors de déterminer la part qui revient aux fluctuations des conditions de milieu et aux variations génétiques, dans les modifications de cycle évolutif en fonction des localités.

La méthodologie suivie dans nos études est approximativement la même quels que soient les espèces et les caractères concernés. Elle a consisté :

1) A établir qu'il s'agissait bien de caractères héréditaires.

2) A déterminer les mécanismes génétiques de cette hérédité.

3) A étudier les variations qui, à ce sujet, apparaissent entre populations de différentes origines géographiques.

Noctua pronuba L., monovoltine, à développement larvaire hivernal et avec présence d'une pseudo-diapause chez les adultes, a des populations dont le comportement n'est pas celui d'espèces migrantes typiques. L'observation et l'expérimentation montrent cependant sans équivoque que l'espèce effectue des déplacements. Un polymorphisme pigmentaire (foncé, gris, clair), auquel se superpose un dimor-

phisme sexuel a été constaté dans les populations naturelles de papillons. Il s'agit d'un caractère héréditaire déterminé par les 3 allèles d'un même caractère (caractère foncé dominant les caractères gris et clair, caractère gris dominant le caractère clair). La composition des populations naturelles capturées au piège lumineux est à cet égard stable dans les différentes zones de prélèvement, quelles que soient l'année et l'époque de captures (Poitout et Bues, 1976). Il apparaît par contre des différences significatives entre les structures des différentes populations étudiées : notamment entre populations originaires du sud-ouest et du sud-est de la France et, dans ces 2 zones, entre populations originaires de plaine et de montagne. Les mouvements pour la recherche de conditions favorables à l'estivation ne semblent donc pas d'une amplitude telle qu'ils puissent éviter la formation de structures génétiques adaptées à des milieux différents.

Peridroma saucia Hb., espèce polyvoltine, est considérée comme migratrice dans certaines parties de son aire de répartition. L'étude du polymorphisme pigmentaire existant chez les adultes est moins avancée que celle de *N. pronuba* ; elle devrait permettre d'apporter des précisions sur l'éthologie de l'espèce. L'hérédité du caractère a été démontrée et ses mécanismes génétiques ont été déterminés : les 3 formes (*migracosta* Tutt, *margaritosa* Haw., *ochreacosta*) existant dans les populations naturelles examinées à cet égard sont déterminées par les 3 allèles d'un même gène (caractère *migracosta* dominant *margaritosa* et *ochreacosta*, caractère *margaritosa* dominant *ochreacosta*).

Mamestra brassicae L. est une espèce sédentaire typique. Nous avons prouvé l'existence d'une diapause nymphale de type estival dans ses populations européennes lorsque les chenilles sont élevées sous éclairement de 16 heures et plus, et lorsqu'elles sont exposées à des températures supérieures à 20 °C (Poitout et Bues, 1973). La variabilité génétique de ce caractère a été étudiée sous 18 heures d'éclairement et à 25 °C.

Dans ces conditions tous les individus de la population avignonnaise de *M. brassicae* manifestent une diapause mais une variabilité importante de sa durée apparaît entre familles d'insectes (ensemble d'individus issus de couples différents).

L'examen de populations originaires de régions géographiques différentes (régions de Rennes, de Zurich, de Savoie, d'Ardèche, d'Avignon, des Charentes) montre l'existence de différences structurales (fréquence d'insectes diapausants et durée de la diapause estivale). Les populations originaires de région à climat chaud et sec durant l'été possèdent un potentiel « diapause estivale » plus important que celles dont la région d'origine a un climat estival frais et humide.

La variabilité de durée de diapause, observée entre familles d'insectes de la population d'Avignon, nous a incité à sélectionner, à partir de cette population, des lignées à diapause plus ou moins longue. La différenciation est effective dès la seconde génération et nous constatons l'apparition d'individus ne manifestant plus de diapause parmi les insectes de la lignée à diapause courte.

Les insectes issus de croisement entre lignée à diapause longue et lignée à diapause courte présentent une répartition, selon la durée de développement nymphal, de type intermédiaire à celles des 2 parents. Lorsque la diapause se manifeste de façon relativement intense, la variabilité de sa durée est encore de nature héréditaire.

L'ensemble des données ici présentées et les résultats d'autres expériences montrent que le déterminisme de ce cas de diapause est du type polygénique. La variabilité

de la durée du développement nymphal, dans les conditions où elle est étudiée, que les insectes manifestent ou non une diapause, semble dépendante d'un rapport entre quantité génique déterminant un développement de type long (état de diapause) et quantité génique déterminant un développement de type court (pas de diapause).

Fondamentalement les populations naturelles différenciées sont peu éloignées les unes des autres. Les modifications de fréquences géniques sont susceptibles d'expliquer les différences observées entre populations.

Dans les mêmes conditions des résultats identiques sont obtenus avec *Mamestra oleracea* L. mais, chez cette espèce, la manifestation de la diapause estivale est généralement de moindre intensité.

Chez *M. brassicae* et *M. oleracea*, espèces sédentaires, la variabilité observée entre populations originaires de régions aux climats différents montre que de telles populations sont génétiquement distinctes. Ce caractère, de manifestation peu intense, joue cependant un rôle appréciable dans l'adaptation de ces 2 espèces aux caractéristiques climatiques de leur environnement.

Références

POITOUT S., BUES R., 1973. Mise en évidence d'une diapause nymphale de type « estival » dans des populations européennes de 2 Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). Facteurs d'induction et aperçu sur la variabilité inter-population de ce caractère *C. R. Acad, Sc.*, série D, 276, 3367-3370.

POITOUT S., BUES R., 1976. L'incidence des migrations d'adultes sur le degré et sur la variabilité structurale de l'hétérogénéité génétique dans les populations naturelles de Lépidoptères *Noctuidae*. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 8, 69-81.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 584-585.

Relations entre un insecte phytophage : La teigne de la betterave (*Scrobipalpa ocellatella* Boyd, *Lepidopt. Gelechiidae*) et sa plante-hôte : variabilité du comportement de ponte dans des populations naturelles en l'absence de signaux chimiques d'origine végétale [1]

P. C. ROBERT

Station de Zoologie, I.N.R.A.
Centre de Recherches de Colmar
68021 *Colmar Cedex*

La Teigne de la betterave est une espèce oligophage dont les larves se développent aux dépens de végétaux du genre *Beta* : *B. vulgaris*, *B. trygina*, *B. maritima* etc... Des liens étroits existent entre la plante-hôte et la fonction de reproduction des papillons : la betterave stimule l'ovogénèse et l'accouplement, déclenche le comportement de ponte et attire les femelles au moment de la localisation des œufs. La plante-hôte agit par l'intermédiaire de signaux chimiques ; les substances actives sont solubles dans l'eau et l'alcool éthylique.

Des extraits de plantes non hôtes agissent aussi sur la fonction de reproduction : au laboratoire l'extrait aqueux de feuilles de châtaignier inhibe l'accouplement et la ponte, masque l'action stimulante de la Betterave sur l'ovogénèse et la ponte, repousse les femelles lors de la localisation des œufs. Au champ cet extrait de châtaignier pulvérisé sur les betteraves réduit sensiblement la densité de population.

Les femelles privées de betterave, mais pourvues d'un support neutre rugueux, qui apporte une stimulation mécanique nécessaire à la ponte, présentent une grande variabilité dans leur comportement de ponte : une fraction des individus ne dépose aucun œuf, d'autres pondent de 1 à 100 œufs, un petit nombre a une fécondité supérieure à 100 œufs, ces différences sont aussi importantes que celles des papillons en contact avec une betterave. La variabilité dans le comportement de ponte se manifeste au mieux lorsque le milieu est dépourvu en signaux chimiques d'origine végétale ; elle diminue sensiblement lorsque des signaux chimiques de plantes non hôtes sont introduits, elle est nulle lorsque les signaux chimiques de la plante-hôte sont présents.

---

[1] Le texte complet sera publié dans les comptes rendus du colloque C. N. R. S. « Le comportement des insectes et les signaux issus du milieu trophique » N° 265 Tours — 13 — 17 septembre 1976.

Des observations réalisées depuis plusieurs années dans des populations naturelles révèlent de grandes fluctuations dans la réaction de ponte de femelles pourvues seulement de supports neutres. Ainsi la fraction des non pondeuses peut passer de 22 p. 100 à 74 p. 100 d'une année à l'autre, des différences de même amplitude existent au cours d'une même année entre 2 populations qui ont évolué indépendamment. Les causes de ces fortes fluctuations constatées année après année dans des populations naturelles sont encore à rechercher.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 586-587.

Variabilité des fondatrices de *Myzus persicae* Sulzer

G. MASSONIE

Station de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Bordeaux
33140 *Pont de la Maye*

De nombreux exemples de variabilité intraspécifique concernant parfois des caractères taxonomiques, mais le plus souvent des particularités biologiques, ont été signalés chez les Aphides (Eastop, 1973). Cette variabilité provient de l'interférence des facteurs de l'environnement avec les caractéristiques génétiques de l'individu (Van Emden *et al.*, 1969). L'apparition de génomes nouveaux est liée à la reproduction sexuée, sinon à l'endoméiose (Gognetti, 1960), leur prolifération à la parthénogénèse. Nos observations concernant les fondatrices de *Myzus persicae* indiquent leur hétérogénéité pour 2 caractères : aptitude à crisper le feuillage du Pêcher (Leclant et Remaudière, 1970), aptitude à se développer sur Pêcher.

Aptitude à crisper le feuillage du pêcher

Onze larves de fondatrices âgées de moins de 24 heures lors de leur prélèvement sur un seul pêcher ont été isolées sur des semis du Pêcher homozygote GF 305 cultivé en pièce climatisée (20 $\pm$ 2°, 10 000 lux, 16 heures de jour). Sur les 4 adultes survivants, 1 fondatrice et sa descendance, appartenant aux générations apparues de mars à juin inclus, n'ont pas crispé le feuillage des semis du pêcher GF 305.

Plusieurs élevages ont été réalisés dans des conditions expérimentales très différentes : abri extérieur, pièce climatisée, serre chauffée. Chaque essai comprenait 10 répétitions, l'infestation initiale étant assurée par 10 adultes de fondatrigeniae aptera qui édifiaient des colonies plus ou moins importantes. Le taux de multiplication des fondatrigeniae ne crispant pas le feuillage était très inférieur à celui des fondatrigeniae crispant le feuillage. De plus, les fondatrigeniae ne crispant pas le feuillage se fixaient préférentiellement sur l'écorce des pousses plutôt que sur le feuillage des semis de pêcher.

Aptitude à se développer sur pêcher

Les modalités et les résultats de ces essais réalisés dès la fin février sont résumés dans le tableau ci-après.

Les différences observées suivant les essais dans le pourcentage de survie paraissent devoir être attribuées d'une part aux différences de vitesse de croissance des larves

Nourriture	Environnement: Serre chauffée	Abri grillagé extérieur
Semis du GF 305	15/21 (*) 71 p. 100 (**)	8/10 80 p. 100
Boutures d'un hybride interspécifique	2/78 3 p. 100	23/50 46 p. 100

(*) Numérateur : nombre de fondatrices adultes.
Dénominateur : nombre de larves de fondatrices mises en élevages.
(**) Pourcentage de survie.

de fondatrices en fonction des conditions, en particulier thermiques, de l'environnement, et d'autre part à la moindre vigueur de croissance de l'hybride interspécifique comparé, surtout dans les conditions de la serre chaude, au GF 305. Dans ces conditions, l'hybride interspécifique ne satisfait pas, au stade de croissance considéré — début de croissance du feuillage — les besoins nutritifs des larves de fondatrice.

La survie de 2 d'entre elles dénoterait une variabilité individuelle de la capacité de l'insecte à utiliser l'aliment dont il dispose.

Conclusion

Suivant le caractère considéré, la variabilité des fondatrices apparaît immédiatement ou n'apparaît qu'en réponse à une forte sélection. Cette 2e éventualité explique l'apparition de phénomènes de résistance envers les pesticides (Bonnemaison, 1976) et les pertes de résistance enregistrées chez diverses variétés de plantes cultivées (Giliomme *et al.*, 1968, Briggs, 1965). La variabilité intra spécifique des populations de *M. persicae* présente donc un intérêt considérable dans le cadre d'études de la résistance du pêcher envers ce puceron.

Références bibliographiques

BONNEMAISON L., 1976. Résistance des pucerons aux insecticides.

BRIGGS J. B., 1965. The distribution, abundance and genetic relationship of four strains of the rubus aphid (*Amphorophora rabis* KCT) in relation to raspberry breeding. *J. Hort. Sci.*, **40,** 109-117.

BRIGGS J. B. Lutte intégrée, spécial 7, août 1976.

COGNETTI G., 1960. Endéméiosis in parthetogenetic lines of Aphids. *Experientia*, **17,** 168-169.

EASTOP V. F., 1973. Biotypes of Aphids. Perspectives in aphid biology 2 40-51. Ed. By A. D. Lowe. The entomological Society of New Zealand.

GILIOMME J. H., STRYCOM D. K., VANZYL H. J., 1968. Northern spy, Merton and Malling Merton root stocks susceptible to wooly aphid *Eriosoma lanigerum* in theWestern Cape. *S. Afr. J. Agric. Sci.*, **11,** 183-186.

LECLANT F., REMAUDIERE G., 1970. Eléments pour la prise en considération des Aphides dans la lutte intégrée en vergers de Pêchers. *Entomophaga*, **15,** 53-81.

VAN EMDEN H. F., EASTOP V. F., HUGUES R.D.,WAY M. J., 1969. The ecology of *Myzus persicae*. *Ann. Rev. Entomol.*, **14,** 197-270.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 588-589.

Variabilité des populations de deux espèces d'aphides des légumineuses

R. BOURNOVILLE

Laboratoire d'Ethologie et d'Ecologie des Insectes
S.A.P.F., 86600 Lusignan

Deux exemples de variabilité des populations d'Aphides des légumineuses sont présentés. Le premier concerne les rapports du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* H. avec diverses espèces végétales ; le second décrit les modifications de la sensibilité variétale de la luzerne selon les populations du puceron tacheté de la luzerne *Therioaphis maculata* B.

I. — *Variabilité des populations du puceron du pois envers l'espèce végétale*

Dans une étude de la dynamique saisonnière d'*A. pisum* dans les luzernières, nous avons examiné les divers niveaux de relation de l'aphide avec la plante (Bournoville, 1977). Nous avons précisé les rapports de la population d'*A. pisum* trouvée dans les luzernières avec une autre plante-hôte de l'espèce : le pois. Nous avons aussi étudié s'il existait des différences dans ces relations entre 2 morphes de l'aphide : les les virginopares aptères et les fondatrices. Les expériences ont été réalisées en conditions contrôlées (température : 20°, photophase : 16 heures). Le taux net de reproduction de larves du 4e stade élevées durant 2 semaines est l'indice retenu pour cette étude. On démontre (tableau I) la très médiocre convenance du pois pour la population du puceron provenant de la luzernière. La pesée des aphides survivants montre

Variétés	Espèces					
	Luzerne			Pois		
	Europe	Saranac	Apex	Obéron	Hybris	Petit proven
Virginopare aptère :						
Taux net reprod.		65,5	56,1	20,7	8,1	2,1
Poids à 14 j.		4,4	3,5	1,9	0,8	/
Fondatrice :						
Taux net reprod.	39,7					4,5

d'ailleurs leur mauvais état. A titre de comparaison, le taux net de reproduction de virginopares d'*A. pisum* recueillis et maintenus sur pois est d'environ 30 et leur poids moyen est 3 mg. L'étude a été reprise avec les fondatrices de la population d'*A. pisum* trouvée sur la luzerne. La mortalité de celles-ci est très élevée sur pois, leur stérilité est presque totale.

L'implantation d'*A. pisum* provenant de la luzerne est très incertaine sur pois. Nous avons vérifié cette donnée de la bibliographie avec les virginopares et l'avons étendue au cas des fondatrices. L'hétérogénéité de l'espèce *A. pisum* a d'ailleurs été soulignée par Muller (1971), qui dans des publications successives, a notamment utilisé le polymorphisme de couleur du puceron pour prouver l'isolement au point de vue reproduction des populations du puceron du pois trouvées de façon sympatrique, sur diverses plantes-hôtes dans la région de Rostock.

2. — *Variabilité des populations du puceron tacheté envers les variétés de luzerne*

T. maculata est une population de *Therioaphis trifolii* M., introduite en 1954 aux Etats-Unis, qui se trouve étroitement inféodée à *Medicago sativa*. En Californie, cette introduction accidentelle a mis en cause la culture de la luzerne. Il a fallu l'application d'une méthode de lutte intégrée pour limiter ses dégâts. L'emploi de variétés de luzerne résistantes à l'aphide a joué un rôle clé dans cette méthode de lutte. La variété « Moapa », produite en 1957 a été la 1re d'entre elles. Cependant, de 1958 à 1970, Nielson (1974) a décrit 6 biotypes du puceron tacheté pour lequels les clones parentaux de « Moapa » s'avèrent de moins en moins résistants. D'ailleurs, la sensibilité variétale varie non seulement dans le temps mais aussi dans l'espace : aux Etats-Unis, la variété de Luzerne Lahontan est sensible au puceron du pois, la variété Team est résistante. En France, nous avons constaté l'inverse.

Conclusion

La variabilité des populations d'*A. pisum* et *T. maculata* pose donc des problèmes pour la distinction de sous-espèces et la conduite des programmes de sélection végétale. Sur le 1er point, on doit souligner le rôle clé de la plante, que les faunisticiens reconnaissent comme un des éléments essentiels de la spéciation des Aphides. Pour le 2e point, le généticien doit trouver un matériel végétal présentant des bases de résistance aussi large que possible. Nielson et Don (1974) ont montré que certaines variétés de luzerne conservent leur résistance quelle que soit la population du puceron.

Références

BOURNOVILLE R., 1977. Etude de quelques relations entre le végétal (espèce, variété, stade phénologique) et le Puceron du Pois *Acyrtosiphon pisum* Harris, (Homoptera : Aphididae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, sous presse.

MULLER F. P., 1971. Isolationsmechanismen zwischen sympatrischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* Harris, (Homoptera Aphididae). *Zool. Jb. Syst.*, **98**, 131-152.

NIELSON M. W., DON H., 1974. Interaction between biotypes of the spotted alfalfa aphid and resistance in alfalfa. *J. econ. entomol.*, **67**, 3, 368-370.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 590.

Variabilité des populations de la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* Hbn, d'après les piégeages par phéromones

P. ANGLADE

Station de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Bordeaux
33140 *Pont de la Maye*

1. — Dans l'Iowa, les papillons mâles de la Pyrale du Maïs *Ostrinia nubilalis* Hbn, sont attirés par la phéromone sexuelle synthétique 11 tétradécényl-acétate et plus particulièrement par le mélange 97 : 3 des isomères cis et trans.

Dans l'état de New York, par contre, les mâles répondent préférentiellement au mélange 4 : 96, cis-trans 11 tda.

On a montré que les phéromones naturelles des femelles avaient des compositions voisines des mélanges respectifs ci-dessus.

Il existe donc aux Etats-Unis 2 phénotypes distincts que nous appellerons phénotype « cis » et phénotype « trans ».

2. — Le groupe de travail international sur la Pyrale du Maïs a expérimenté des mélanges de phéromones synthétiques dans différents pays. Le phénotype « cis » est présent en Allemagne, Roumanie, Pologne, Suisse, Yougoslavie et en France (Arles, Agen, Colmar). Le phénotype « trans » se rencontre en Italie (Bologne) et aux Pays-Bas.

Les 2 phénotypes sont donc représentés en Europe.

3. — Le phénotype « trans » couvre une aire plus restreinte que le phénotype « cis ». Celui-ci semble présenter un avantage adaptatif plus grand. C'est lui qui a conquis le Corn Belt américain où il se développe uniquement sur Maïs, alors que le phénotype « trans » est resté comme polyphage dans les Etats de l'Est. Les 2 localités où le « trans » a été signalé en Europe ne sont pas des zones de culture importantes du Maïs. On peut se demander si l'arrivée du Maïs en Europe n'a pas favorisé le type « cis ».

4. — Parfois les 2 phénotypes sont sympatriques. C'est le cas en Italie, Bologne, 8 mâles pour les captures aux pièges cis pour 70 trans, en France (Beauce) 70 cis pour 19 trans et aux Etats -Unis (Pensylvanie : 29 cis pour 48 trans et au New Jersey 60 cis pour 27 trans).

5. — Dans ces régions quel que soit le type dominant et quelles que soient les fréquences des 2 types, des captures importantes (de 7 à 25 p. 100) sont faites par des mélanges cis-trans 11 tda 1 : 1. On doit s'interroger sur la signification de ces captures au mélange 1 : 1 et se demander s'il s'agit ou non d'hybrides entre les 2 phénotypes.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 591-592.

Hétérogénéité dans la réponse aux phénomènes de synthèse des populations de *Lobesia botrana* Schiff.

R. ROEHRICH

Station de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Bordeaux
33140 *Pont de la Maye*

1) A la suite d'essais en olfactométrie de Descoins *et coll.*, nous avons disposé dans des vignobles des pièges appâtés avec 2 isomères de la phéromone de synthèse, l'acétoxy-1-dodecadiène : l'isomère E, 7-Z, 9, principal constituant de la sécrétion naturelle et l'isomère E, 7-E, 9.

La proportion entre le nombre de mâles capturés avec l'un ou l'autre de ces isomères, employés à la même dose, a varié selon les années, les générations et les vignobles comme l'indiquent les résultats suivants :

			(1)	(2)	(3)
			Capturés par E, Z	Capturés par E. E	Rapport (2)/(1)
Grande Ferrade, Pont de la Maye	1974	2e et 3e génér.	348	179	0,51
	1975	1re, 2e et 3e génér.	74	15	0,20
	1976	2e génér.	109	32	0,29
		3e —	206	48	0,23
Domaine de Chevalier, Leognan	1976	1re génér.	31	28	0,90
		2e —	23	57	0,40
Chateau Suduiraut, Sauternes	1976	1re génér.	216	40	0,19
		2e —	1 145	251	0,21
		3e —	1 260	476	0,37
Diusse (Pyr. Atlant.)	1976	1re génér.	97	66	0,68
		2e —	11	17	1,15
Bellocq (Pyr. Atlant.)	1976	1re génér.	71	17	0,24
		2e —	15	18	1,20

A la Grande Ferrade, entre 1974 et 1975, il y a eu une baisse considérable de la population. La nouvelle population reconstituée paraît avoir changé son type de réponse. A Diusse, la modification de la réponse apparaît au milieu de la 1re généra-

tion : jusqu'au 5 mai, les pièges à E, Z se classant toujours en tête, à partir du 5 mai, ce sont les pièges à E, E.

2) D'autre part, les services de la Protection des Végétaux d'Angers et de Bordeaux ont signalé en 1975 des vignobles où le piégeage sexuel reflétait mal l'importance de la multiplication de l'Eudémis en Anjou et dans 2 régions des Pyrénées atlantiques : le Madiranais (Diusse) et le Béarn (Bellocq).

L'installation de pièges à E, E dans ces régions n'a pas permis d'expliquer en totalité ce phénomène. A Diusse, où les pièges ont été utilisés en même temps que les pièges alimentaires, on a noté un rapport des captures entre le piège sexuel et 5 pièges alimentaires de 0,015, alors qu'à la même époque de l'année, il était de 0,98 à Sauternes. Cependant, l'examen à l'olfactomètre et à l'électroantennographe des insectes provenant de cette région n'a pas montré de différences avec la population d'élevage répondant préférentiellement à l'isomère E, Z, au moins pour les composés diéniques.

Conclusion

La réponse aux phéromones a permis de mettre en évidence une variabilité dans les populations d'Eudémis, variabilité non soupçonnable autrement. Cela peut avoir une importance dans l'utilisation du piégeage pour évaluer les populations. Cependant l'isomère E, Z employé pour la confusion a interrompu le piégeage avec l'isomère E, E, si bien qu'il semble que la réaction soit ici moins spécifique que pour l'attraction et que cette diversité ne soit pas un obtsacle à l'utilisation de la confusion comme méthode de lutte.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 593-594.

Colloque sur le polymorphisme génétique chez les invertébrés

Ce colloque présidé par E. Biliotti, Inspecteur Général, a rassemblé une vingtaine de chercheurs de l'I.N.R.A. et de divers laboratoires universitaires.

Mme C. Petit (Univ. Paris VI) a retracé l'évolution des idées en matière de polymorphisme génétique où on assiste depuis quelques années, à un élargissement des travaux, notamment par l'étude, en électrophorèse, de la variation des structures des protéines.

Il s'agit maintenant de comprendre comment le polymorphisme se maintient et d'en apprécier, la valeur sélective. C. Petit *et al.* ont montré en utilisant le caractère «White» chez *Drosophila melanogaster*, que cette valeur sélective dépend en particulier de la fréquence du gène. La même dépendance vis-à-vis de la fréquence a été remarquée pour l'α-glycerophosphate deshydrogénase.

Les gènes étant tour à tour influencés à tous les niveaux, un certain équilibre se maintiendrait en permanence dans les populations, de façon pendulaire, sans doute sous l'effet de facteurs liés au milieu et parfois au comportement de l'animal lui-même.

M. Gillois (INRA, Toulouse) a souligné l'importance de l'outil mathématique dans l'interprétation de ces courants génétiques qui interviennent dans les populations naturelles et maintiennent le polymorphisme. Les travaux se sont nettement affinés ces dernières années. L'hypothèse de Fisher et ses corrections se sont révélées trop approximatives. Beaucoup d'exemples montrent que les gènes n'agissent pas indépendamment ; c'est le cas au niveau des fonctions enzymatiques. Quant à la sélection, elle opère sur les phénotypes. Pour ces raisons, on a recherché des modèles intégrant à la fois des différences liées à l'environnement et l'information génétique.

De ces démarches mathématiques émerge une conception qui tend à montrer qu'il y a concurrence et interdépendance entre les gènes. Elle s'oppose à la théorie des « neutralistes » qui accordent une part plus importante aux mutations et tendent à minimiser la valeur sélective de celles-ci.

Mlle F. Person (INRA, Rennes) a exposé une technique assurant la fécondation par couples chez le nématode *Heterodera rostochiensis*, pour une étude sur la génétique des interrelations avec la plante, en liaison avec la variabilité de l'agressivité de ce déprédateur et l'utilisation de plantes résistantes.

J. B. Berge et A. Dalmasso (INRA, Antibes) ont abordé le même problème sous un angle différent et avec d'autres nématodes : les *Meloidogyne*. L'identification précise des espèces ne peut être atteinte par les examens morphologiques habituels et il a été nécessaire de recourir à la cytogénétique et à la biochimie des protéines : c'est-à-dire à une caractérisation sur des bases génétiques.

Chez ces nématodes la reproduction est essentiellement parthénogénétique, avec ou sans méiose selon les cas, bien que des possibilités d'amphimixie demeurent chez certaines espèces ou populations.

Malgré la parthénogenèse, les *Meloidogyne* offrent un bon degré de polymorphisme biochimique. Les observations qui portent sur 9 loci, sont obtenues sur gels de polyacrylamide coulés dans des tubes microhématocrites, car on évalue à seulement 4 microgrammes (équivalent sérum albumine), la quantité globale de protéines d'une femelle. La polyploïdie se traduit sur les protéinogrammes et enzymogrammes par des bandes doubles ou triples reflétant des hétérozygoties permanentes.

La variabilité dans l'agressivité vis-à-vis des végétaux est envisagée ici au niveau du polymorphisme des sécrétions digestives de ces nématodes.

J. David (Univ. Cl. Bernard, Lyon) s'est intéressé à la génétique de la drosophile avec une approche d'écologiste. Il constate une importante homéostasie, aussi bien au niveau de caractères anatomiques que biochimiques, ce qui implique une sorte d'état polymorphe sous-jacent. Cette homéostasie présente un centrage différent selon les régions, probablement sous l'effet de l'environnement.

Dans cette optique, il a étudié la sensibilité de la drosophile à l'alcool : la concentration léthale est atteinte à 7 p. 100 chez les populations d'Afrique et 17 p. 100 pour celles de France. On parvient par sélection à élever ces seuils, mais sans atteindre toutefois les valeurs françaises avec les populations africaines.

L'alcool déshydrogénase de la drosophile comprend un allèle « slow » et un allèle « fast », celui-ci est le plus actif. La proportion de ces 2 allèles est variable et serait en rapport avec la tolérance plus ou moins élevée à l'alcool. Mais il existe d'autres voies de dégradation. On en a la preuve par le fait que certains mutants nuls pour l'aldéhyde oxydase (autre enzyme participant à la tolérance à l'alcool), survivent bien.

Ce colloque a confirmé l'utilité de prendre en considération la diversité génétique dans les études de biologie et d'écologie. Il a permis de développer les échanges entre chercheurs concernés à l'intérieur de l'I.N.R.A. et entre ceux-ci et les laboratoires universitaires. On a pu constater qu'il existe un bon nombre d'organismes qui se prêtant presque aussi bien que la drosophile à ces expérimentations, ont des originalités et des intérêts agronomiques certains et méritent que des unités extérieures à l'I.N.R.A. puissent s'y intéresser.

A. DALMASSO.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3), 595-598.

Chroniques des livres

LEFEBVRE (J.). — *Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles*. Paris, Masson, 1976, 236 p., 52 figs.

Les analyses multidimensionnelles ont été conçues en grande partie pour résoudre des problèmes biologiques, et les ordinateurs ont permis depuis une dizaine d'années le développement de leurs applications. Celles qui concernent la biologie restent cependant limitées bien qu'elles se soient révélées particulièrement fécondes.

Les utilisateurs éventuels de ces analyses disposent bien d'études théoriques approfondies, de moyens de calcul puissants et de programmes. Mais les 1res sont peu accessibles aux biologistes, les seconds restent coûteux, et les programmes disponibles ont rarement la souplesse indispensable à des investigations approfondies.

Les mini-ordinateurs offrent depuis peu des possibilités remarquables, conciliant économie, grande facilité de programmation, vitesse suffisante de calcul, capacité et constante disponibilité, c'est-à-dire absence de rupture dans le rythme de la réflexion. C'est pour leur mise en œuvre que cette introduction a été, en particulier, conçue.

Des démonstrations de théorèmes ne sont pas indispensables pour utiliser de façon efficace les analyses multidimensionnelles, mais les lignes essentielles du raisonnement et le rappel détaillé du mécanisme des calculs. Aussi les exemples numériques ont-ils été multipliés pour permettre de savoir réellement tout ce que contient le symbolisme extrêmement condensé de l'algèbre matricielle et servir de test lors des mises au point.

Dans une partie tous les éléments nécessaires de cette algèbre ont été rappelés aussi simplement que possible, ainsi que leurs équivalences géométriques si utiles pour les interprétations.

La 2^{e} partie établit le lien entre statistiques classiques, généralement connues, et analyses à plusieurs variables.

La 3^{e} partie présente celles-ci d'un point de vue essentiellement descriptif. Chacune est suivie d'exemples numériques et d'applications en insistant sur l'intérêt des processus par étapes et sur l'importance des problèmes de précision.

Les exemples ont été tirés d'études faites depuis 12 ans par l'auteur, en particulier avec un groupe de biométriciens du CNRS.

Grandes divisions de l'ouvrage.

Préface. — Avant-propos.

1. *Eléments de calcul matriciel.*

I. Vecteurs.
II. Matrices et opérations matricielles.
III. Fonctions et formes quadratiques.

2. *Statistiques élémentaires. Ecriture matricielle et équivalences géométriques.*

IV. Relations entre 2 variables.
V. Relations entre 3 variables.
VI. Statistiques élémentaires pour *n* variables.
VII. Coefficient de ressemblance.

3. *Analyses multidimensionnelles.*

VIII. Variances et corrélations conditionnelles.
IX. Corrélations canoniques.
Exemples d'applications.
X. Composantes principales.
Exemple d'application : allométrie généralisée.

XI. Analyse factorielle des correspondances.
Exemple d'application : introduction de la TVA en agriculture.
XII. Coordonnées principales.
XIII. Analyse des données centrées.
XIV. Fonction discriminante.
XV. Analyse discriminante.
Exemple d'application : les races d'abeilles.
XVI. Distance généralisée — ou D^2 — de Mahalanobis.
Exemple d'application : comparaison de populations naturelles de 2 espèces voisines de lépidoptères.
Bibliographie.
Index alphabétique.
Exemples numériques dans certains chapitres.

DAJOZ (R.). — *Coléoptères* Colydiidae *et* Anommatidae *parléarctiques, in Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, 8, VIII + 280 p. Masson, Paris, 1977.

Comme tous les ouvrages de cette collection, la partie systématique est précédée de généralités (35 pages) consacrées à la morphologie larvaire et imaginale, à la biologie, à la faunistique et à la biogéographie.

Une grande partie des espèces des familles traitées vivent dans le bois mort : les unes sont prédatrices en particulier de Scolytides ; quelques unes sont ectoparasites de larves de coléoptères xylophages ; un certain nombre sont saprophages et mycétophages.

Les autres sont terricoles et endogés, d'autres sont myrmécophiles et termitophiles ; enfin quelques espèces (souvent cosmopolites) se rencontrent dans les denrées stockées.

Des clefs dichotomiques permettent d'identifier jusqu'à l'espèce les 94 genres de la faune paléarctique.

Les *Colydiidae* sont considérés ici dans un sens nouveau. Ils comprennent les anciens *Colydiidae* moins les *Cergloninae*, les *Euxestinae* et les *Murmidiinae*. Les *Anommatini* sont élevés au rang de famille.

L'iconographie qui comporte 215 figures représente les habitus des principales espèces et de nombreux caractères spécifiques.

J. d'A.

DAGET (J.). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Collection d'Ecologie, n° 8, Paris, Masson 1976, 180 p.

Cet ouvrage est la synthèse d'un cours et des travaux dirigés qui sont depuis quelques années proposées aux étudiants des Diplômes d'Etude Approfondie (D.E.A.) d'Ecologie Générale et d'Océanographie Biologique de l'Université de Paris VI.

Il est en effet apparu que parmi les matières enseignées dans le cadre de ces D.E.A., il était nécessaire de donner des notions précises et pratiques sur ce que sont les modèles mathématiques et le rôle qu'ils sont appelés à jouer en Écologie quantitative, le tout basé sur des exemples concrets tirés des recherches les plus récentes.

Cet ouvrage a donc été rédigé à l'intention d'étudiants ayant déjà une bonne formation en Biologie Générale et des connaissances assez étendues en Mathématiques et en Statistiques. L'auteur s'est toutefois efforcé de rappeler en annexes les formules, démonstrations et propriétés fondamentales nécessaires à la compréhension de chaque chapitre.

Il s'agit donc d'un ouvrage essentiellement didactique mais où les chercheurs confirmés pourront trouver matière à réflexion. L'auteur, ancien élève de l'Ecole Polytechnique et Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, a été le 1er en France à utiliser l'analyse multidimensionnelle en Ecologie ainsi que les distributions d'abondances log-normales et de Motomura. Il fait d'ailleurs souvent état de ses travaux personnels ou de ceux de chercheurs ayant travaillé sous sa responsabilité scientifique. Des résultats publiés dans diverses revues scientifiques et connus seulement d'un petit nombre de spécialistes sont expliqués, commentés et mis à la portée de tous les étudiants et des chercheurs, écologistes ou non.

Grandes divisions de l'ouvrage

Avant-propos.
Introduction.

1. Simplification et économie de moyens dans la description des phénomènes observés.
2. Facilités d'interpolation et d'extrapolation.

3. Introduction de concepts nouveaux.
4. Généralisation.

I. *Echantillonnage et information. Diversité spécifique.*

1. Généralités sur l'échantillonnage et l'indétermination.
2. Echantillon et information.
3. Choix d'un indice de diversité.
4. Calcul des indices de diversité.
5. Utilisation des indices de diversité. Equitabilité.
6. Généralisation de la notion de diversité.

Annexe 1.

II. *Distribution d'abondances. Modèles de Motomura, Peston et Mac Arthur.*

1. Représentations graphiques des distributions d'abondances.
2. Modèles log-linéaires de Motomura.
3. Ajustement d'un modèle de Motomura à une distribution d'abondance.
4. Modèles log-normaux de Preston.
5. Étude d'un modèle log-normal canonique.
6. Ajustement d'un modèle log-normal à une distribution d'abondances.
7. Modèles de Mac Arthur.

Annexe II.

III. *Critères de validité et utilisation des modèles de distribution d'abondances.*

1. Comparaison entre un échantillon et le modèle de Mac Arthur correspondant.
2. Utilisation des modèles de Mac Arthur.
3. Comparaison entre une distribution d'abondances et un modèle de Motomura ou de Preston.
4. Utilisation des modèles de Motomura et de Preston. Nomocénoses.
5. Choix d'un modèle.
6. Généralisation des modèles de distribution d'abondances.

Annexe III.

IV. *Régressions linéaires simples et multiples.*

1. Choix d'une métrique. Transformations de variables.
2. Modèles linéaires simples. Droites d'ajustement.
3. Comparaison et utilisation des diverses droites d'ajustement.
4. Généralisation de la régression de Y en X. Modèles multilinéaires.

Annexe VI.

V. *Modèles de similitude. Matrices de corrélations et de distances.*

1. Matrices de similitude.
2. Matrices de corrélations.
3. Matrices de distances.
4. Présentation des matrices de similitude.
5. Particularités comparées des matrices Q et R.

Annexe V.

VI. *Interprétation des matrices de similitude.*

1. Dendrogrammes.
2. Analyse en composantes principales.

GRASSE (P. P.) edit. — *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie.* Tome VIII. Insectes. Facs. IV. Splanchnologie, Phonation, Vie aquatique, Rapports avec les plantes. Paris, Masson 1976, 984 p.

Venant de paraître dans le Traité de Zoologie, ce nouveau volume étudie les appareils circulatoire, respiratoire, digestif et excréteur des insectes. Les tissus adipeux, conjonctif, musculaire sont l'objet de chapitres indépendants et copieux. Les organes endocrines constituent un grand chapitre où sont condensées les connaissances essentielles sur ce sujet auquel des milliers de publications ont été consacrées.

Trois chapitres très originaux complètent ce volume : l'un concerne les rapports mutuels entre fleurs et insectes. Le 2e se rapporte à la production de sons par les insectes : il rassemble des notes et mémoires qui ont paru depuis une vingtaine d'années, dans un raccourci qui apporte une documenta-

tion de 1er ordre sur un sujet généralement négligé dans les ouvrages didactiques. Un 3e chapitre d'une haute originalité a trait aux insectes aquatiques.

On a pu croire, il y a quelques années, que les grands traités ne convenaient plus à notre époque et que le glas sonnait pour eux. Aujourd'hui la situation est toute différente. Les prétendues mises au point qui se publient un peu partout de par le monde ne sont que des mosaïques d'articles portant sur des sujets très limités et qu'aucune idée directrice ne lie. Ces livres qui manquent « d'âme » n'apportent qu'une information partielle : celui qui les consulte tombe le plus souvent dans la tranche qui se tient entre 2 articles. Le Traité de Zoologie ne présente pas ce défaut : il évite l'« atomisation » des matières traitées et l'étroite coordination qui existe entre les chapitres s'oppose aux fâcheuses lacunes qui diminuent gravement la valeur informatique de la plupart des ouvrages dus à de nombreux auteurs.

Au sommaire :

Appareil circulatoire et circulation : l'appareil respiratoire ; l'appareil digestif, digestion et absorption ; le muscle et la musculature (le muscle et sa structure) ; les organes excréteurs et l'excrétion ; Les organes endocrines ; le corps gras ou tissu adipeux ; le tissu conjonctif ; les rapports mutuels entre fleurs et insectes ; production de sons ; les insectes vivant à la surface et au sein des eaux ; addendum.

Lecteurs intéressés : zoologistes, entomologistes, éthologistes, biologistes, physiologistes, grandes bibliothèques.

La pollution des eaux continentales. Incidence sur les Biocenoses aquatiques. Ouvrage collectif présenté par P. PESSON, Gauthier-Villars, 1976, 312 pages.

La pollution des eaux courantes et des lacs ne se traduit pas toujours par des effets toxiques ou léthaux entraînant la mortalité brutale et spectaculaire des poissons. Elle aboutit très souvent, et de façon insidieuse, à une transformation lente de ces milieux qui n'hébergent plus alors la même flore et la même faune.

Cette faune et cette flore peuvent dans ce cas s'appauvrir de façon considérable, non seulement quantitativement mais qualitativement. Le déversement, en excès dans les eaux de substances par elles-mêmes non toxiques, comme les matières organiques ou comme les nitrates et phosphates qui sont nécessaires à la vie, aboutit à créer des déséquilibres fonctionnels dans les écosystèmes aquatiques. De tels déséquilibres sont à l'origine de la détérioration de ces milieux.

Des écologistes et hydrobiologistes réputés analysent ici cet aspect fondamental des problèmes posés par la pollution des eaux continentales, aspect trop souvent négligé, alors que les pollutions toxiques sont, elles, couramment dénoncées.

Comprendre les mécanismes intimes des déréglements dûs à la pollution aquatique, c'est faciliter le diagnostic et orienter la thérapeutique de ce mal moderne, aux aspects multiples qui menace aujourd'hui l'ensemble de notre réseau hydrographique.

Les chapitres de l'ouvrage sont les suivants :

Présentation de l'ouvrage.

G. LEYNAUD. — Modifications du milieu aquatique sous l'influence des pollutions.

J. RIVIERE. — Les méthodes générales d'épuration des eaux résiduaires.

R. CABRIDENC. — La pollution des eaux par les détergents.

P. BOVARD. — La pollution des eaux par les matières radioactives.

G. TUFFERY. — Incidences écologiques de la pollution des eaux courantes. Révélateurs biologiques de la pollution.

P. VIVIER. — L'eutrophisation des lacs. Structures, fonctionnement et évolution des lacs.

P. LAURENT. — L'eutrophisation des lacs. Détection et remèdes.

J. P. DESCY. — Utilisation des algues benthiques comme indicateurs biologiques de la qualité des eaux courantes.

J. P. WATTEZ. — Les bryophytes aquatiques et sub-aquatiques ; bioindicateurs de la pollution des eaux douces.

J. VERNEAUX. — Application de la méthode des « indices biotiques » à l'échelle d'un réseau hydrographique : cartographie de la qualité biologique des eaux.

J. VERNEAUX. — Fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales. Principales méthodes.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (3).

Contents

D. DEBOUZIE. — Effect of initial population size on *Ceratitis* (*Diptera, Trypetidae*) productivity under limited food conditions 367

C. GAGNEPAIN. — Action of the host-plant on mating and ovary maturation of *Oscinella pusilla* Meig. 383

J. M. RUDRAUF. — Acoustic and sexual behaviour of *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead 1910 .. 389

J. M. RABASSE, Y. BOUCHERY. — New data on the evaluation methods of the Aphididae populations : extraction techniques of aphids from plant and counting techniques 407

J. L. CHASSÉ, J. M. LEGAY, A. PAVÉ. — Volterra-Kostitzin model. Fitting and interpretation of parameters. Biological examples 425

A. CAUDWELL, J. LARRUE. — The production of healthy and infectious leafhoppers for infectivity tests of yellow diseases of plants associated with mollicutes. Breeding of *Euscelidius variegatus* KBM and egg laying on polyurethane foam 443

Françoise BEAUVAIS, G. BIWER, P. J. CHARMILLOT. — Tests of sex traping of *Grapholitha janthinana* Dup. with a mixture of Z-8 dodecenyl acetate containing 28 p. 100 of its isomer E. 457

E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — *Cavariella aegopodii* Scop. (*Hom. Aphididae*) on carrots in western France. I. — Annual evolution of the populations 469

J. M. RABASSE, E. BRUNEL. — *Cavariella aegopodii* Scop. (*Hom. Aphididae*) on carrots in Western France. II. — Natural control by parasites (*Hym. Aphidiidae*) and fungi (*Entomophthora* spp.) 481

J. C. MALAUSA. — The rearing of *Carabidae* : outlook on mass rearing 497

B. DELOBEL. — The ponderal evolution of the parasite *Phryxe caudata* (Diptera, Tachinidae) during pupation and during the intrapupal life after an experimental shortening of the feeding period 507

E. BRUNEL, J. P. CANCELA DA FONSECA. — Utilization of the time series in the study of the life cycle and the fluctuation of populations of the *Psilla rosae* (Carrot fly) 515

H. L. RAYMOND. — The seasonal evolution of adult gad-fly groups in the Department Hautes-Alpes (France) 537

P. SAGLIO, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, Martine LETTERE, D. JAOUEN, Jacqueline MERCIER. — Study of the sex pheromone of *Eupoecilia* (*Clysia*) *ambiguella* Hb. *Lepidoptera Tortricoidea, Cochylidae* 553

General Assembly of the I.N.R.A. Zoologists on the « variability of populations ». La Grande Motte. October 7-8, 1976. 563

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs. les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français. mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

ZOOLOGIE.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Jouve, 17, rue du Louvre, 75001 Paris. — 1-1978

Dépôt légal : 1er trimestre 1978. N° d'Impression : 24898

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1978	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	284 F	315 F	69 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an	284 F	315 F	69 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1)	300 F	330 F	65 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE (2)			

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à : « Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

(2) *Les Annales d'Hydrobiologie* cessent de paraître à partir de 1978.

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 60 F — Étranger sauf R. F. A. : 75 F
— Le numéro : France : 20 F — Étranger sauf R. F. A. : 25 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par **H. Le Louarn** et **M.-C. Saint-Girons.**
264 p., 1977 ..... **80,00 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par **M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moinereau.**
254 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par **J. Chrétien.**
218 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 ..... **52,00 F**

L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 ..... **35,00 F**

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 ..... **150,00 F**

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... **150,00 F**

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... **85,00 F**

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... **58,85 F**

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... **120,00 F**

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS
549 p., 1973 ..... **160,50 F**

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... **80,00 F**

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... **60,00 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977 **9** (3).

Table des matières

D. DEBOUZIE. — Effect of initial population size on *Ceratitis* (*Diptera, Trypetidae*) productivity under limited food conditions (La taille de la population initiale et son influence sur la productivité de *Ceratitis* dans des conditions de nourriture restreinte) 367

C. GAGNEPAIN. — Action de la plante-hôte sur la copulation et la maturation ovarienne d'*Oscinella pusilla* Meig 383

J. M. RUDRAUF. — Comportement acoustico-sexuel d'une glossine, *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead, 1910 389

J. M. RABASSE, Y. BOUCHERY. — Nouvelles données sur les méthodes d'évaluation des populations de pucerons (*Homoptères, Aphididae*) : séparation des insectes de leur plante-hôte et dénombrement 407

J. L. CHASSÉ, J. M. LEGAY, A. PAVÉ. — Le modèle de Volterra-Kostitzin en dynamique des populations. Ajustement et interprétation des paramètres 425

A. CAUDWELL, J. LARRUE. — La production de cicadelles saines et infectieuses pour les épreuves d'infectivité chez les jaunisses à mollicutes des végétaux. L'élevage de *Euscelidius variegatus* KBM et la ponte sur mousse de polyuréthane 443

Françoise BEAUVAIS, G. BIWER, P. J. CHARMILLOT. — Essais de piégeage sexuel de *Grapholitha janthinana* Dup., par un mélange d'acétoxy-1 dodécène 8Z et 8E (8Z DDA et 8E DDA) .. 457

E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — *Cavariella aegopodii* Scop. (*Hom. Aphidiides*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. I. — Evolution des populations 469

J. M. RABASSE, E. BRUNEL. — *Cavariella aegopodii* Scop. (*Hom. Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. II. — Régulation naturelle par *Aphidiides* (Hym.) et entomophthorales. 481

J. C. MALAUSA. — L'élevage des coléoptères *Carabidae* : dans la perspective d'une multiplication de masse 497

B. DELOBEL. — Evolution pondérale du parasite *Phryxe caudata* (*Diptera Tachinidae*) au cours de la pupaison et pendant la vie intrapupaire à la suite d'un raccourcissement expérimental de la période d'alimentation 507

E. BRUNEL, J. P. CÂNCELA DA FONSECA. — Utilisation des séries chronologiques dans l'étude du cycle biologique et des fluctuations de population de *Psila rosae* Fabr. (Diptères Psilidae). 515

H. L. RAYMOND. — Evolution saisonnière des peuplements de taons adultes dans le département des Hautes-Alpes 537

P. SAGLIO, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, Martine LETTERE, D. JAOUEN, Jacqueline MERCIER. — Etude de la phéromone sexuelle de la cochylis de la vigne *Eupoecilia* (*Clysia*) *ambiguella* HB Lépidoptère *Tortricoidea, Cochylidae* 553

Assemblée générale des Zoologistes de l'I.N.R.A., sur le thème « variabilité des populations ». La Grande-Motte 7-8 octobre 1976 563

Les Annales de Zoologie Ecologie animale figurent dans Current Contents

I.N. 7-036027-5